

SÉRIE A. N° 1834

N° D'ORDRE :

2700

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

D^r Jean Jacques BOUNHIOL

ASSISTANT A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BORDEAUX

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LE DÉTERMINISME DE LA
MÉTAMORPHOSE CHEZ LES LÉPIDOPTÈRES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **17 NOV 1938** 1938 devant la Commission d'examen

MM. CAULLERY	Président.
F. PICARD	} Examinateurs.
GRASSÉ	

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1938

SÉRIE A N° 1834

N° D'ORDRE :

2700

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

D^r Jean Jacques BOUNHIOL

ASSISTANT A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BORDEAUX

1^{re} **THÈSE.** — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LE DÉTERMINISME DE LA
MÉTAMORPHOSE CHEZ LES LÉPIDOPTÈRES.

2^e **THÈSE.** — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 1938 devant la Commission d'examen

MM. CAULLERY	Président.
F. PICARD	} Examinateurs.
GRASSÉ	

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1938

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire..... M. MOLLIARD.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du Globe.

Professeurs honoraires.



H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
Émile PICARD.
Léon BRILLOUIN.
GUILLET.
PÉCHARD.
FREUNDLER.
AUGER.

BLAISE.
DANGEARD.
LESPIEAU.
MARCHIS.
VESSIOT.
PORTIER.
MOLLIARD.
LAPICQUE.

G. BERTRAND.
ABRAHAM.
Ch. FABRY.
Léon BERTRAND.
WINTREBERT.
DUBOSCO.
BOHN.

PROFESSEURS

M. CAULLERY..... T Zoologie (Évolution des êtres organisés).
G. URBAIN..... T Chimie générale.
Émile BOREL..... T Calcul des probabilités et Physique mathématique.
Jean PERRIN..... T Chimie physique.
E. CARTAN..... T Géométrie supérieure.
A. COTTON..... T Recherches physiques.
J. DRACH..... T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
Charles PÉREZ.... T Zoologie.
E. RABAUD..... T Biologie expérimentale.
M. GUICHARD..... Chimie minérale.
Paul MONTEL..... T Théorie des fonctions et Théorie des transformations.
L. BLARINGHEM.. T Botanique.
G. JULIA..... T Mécanique analytique et Mécanique céleste.
C. MAUGUIN..... T Minéralogie.
A. MICHEL-LÉVY. T Pétrographie.
H. BÉNARD..... T Mécanique expérimentale des fluides.
A. DENJOY..... T Application de l'analyse à la Géométrie.
L. LUTAUD..... T Géographie physique et géologie dynamique.
Eugène BLOCH.... T Physique.
G. BRUHAT..... T Physique théorique et physique céleste.
E. DARMOIS..... T Enseignement de Physique.
A. DEBIERNE..... T Physique Générale et Radioactivité.
A. DUFOUR..... T Physique. (P. C. B.).
L. DUNOYER..... T Optique appliquée.
A. GUILLIERMOND. T Botanique.
M. JAVILLIER..... Chimie biologique.
ROBERT-LÉVY.... T Physiologie comparée.
F. PICARD..... Zoologie (Évolution des êtres organisés).
Henri VILLAT.... T Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB..... T Géologie.
P. PASCAL..... T Chimie minérale.
M. FRÉCHET..... T Calcul différentiel et Calcul intégral.
E. ESCLANGON... T Astronomie.

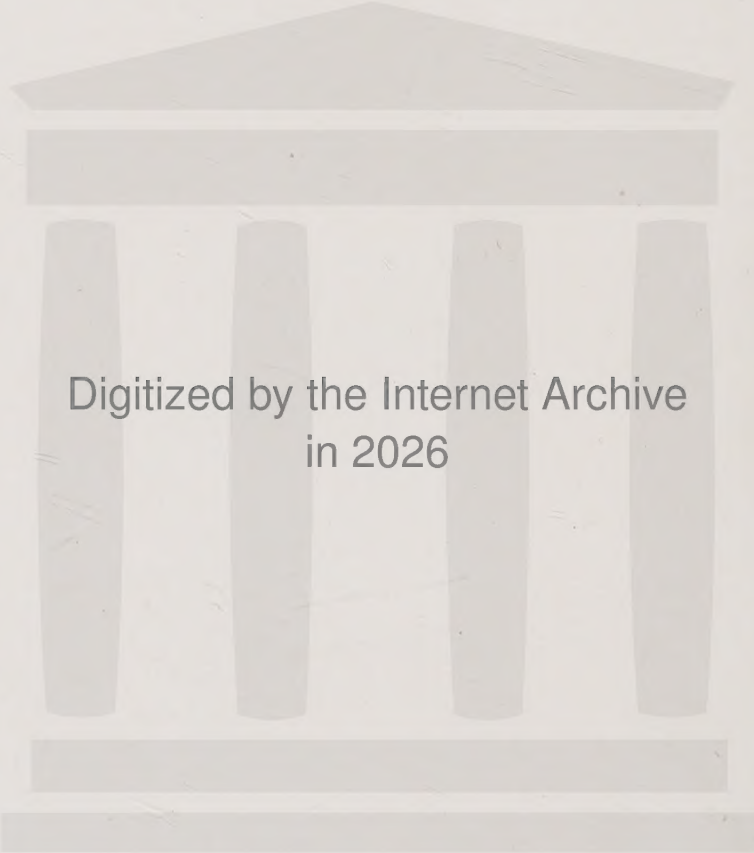
M^{me} RAMART-LUCAS T Chimie organique.
H. BÉGHIN..... T Mécanique physique et expérimentale.
FOCH..... Mécanique expérimentale des fluides.
PAUTHENIER..... Physique (P. C. B.).
De BROGLIE..... T Théories physiques.
CHRÉTIEN..... Optique appliquée.
P. JOB..... Chimie générale.
LABROUSTE..... Physique du Globe.
PRENANT..... T Anatomie et Histologie comparées.
VILLEY..... Mécanique physique et expérimentale.
COMBES..... T Physiologie végétale.
GARNIER..... T Mathématiques générales.
PÉRES..... Mécan. théor. des fluides.
HACKSPILL..... Chimie (P. C. B.).
LAUGIER..... T Physiologie générale.
TOUSSAINT..... Technique Aéronautique.
M. CURIE..... Physique (P. C. B.).
G. RIBAUD..... T Hautes températures.
CHAZY..... T Mécanique rationnelle.
GAULT..... Chimie (P. C. B.).
CROZE..... Recherches physiques.
DUPONT..... T Théories chimiques.
LANQUINE..... T Géologie structurale et géologie appliquée.
VALIRON..... Mathématiques générales.
BARRABÉ..... Géologie structurale et géologie appliquée.
MILLOT..... Biologie animale (P.C.B.).
F. PERRIN..... Théories physiques.
VAVON..... Chimie organique.
G. DARMOIS..... Calcul des Probabilités et Physique-Mathématique
CHATTON..... T Biologie maritime.
AUBEL..... Chimie biologique.
Jacques BOURCART. Géographie physique et géologie dynamique.
M^{me} JOLIO-CURIE. Physique générale et Radioactivité.
PLANTFOL..... Biologie végétale (P.C.B.).
CABANNES..... Enseignement de Physique.
GRASSÉ..... Biologie animale (P. C. B.).
PRÉVOST..... Chimie (P. C. B.).

Secrétaire..... A. PACAUD.
Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK.

A MES ENFANTS

A MA FEMME

A NOS PARENTS



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Dr Jean Jacques BOUNHIOL

Assistant à la Faculté des Sciences de Bordeaux.

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES
SUR LE
DÉTERMINISME
DE LA MÉTAMORPHOSE
CHEZ LES LÉPIDOPTÈRES

34 fig. ou graphiques et 2 planches doubles

AVANT-PROPOS

L'idée de ce travail m'a été offerte par M. le Professeur AVEL en automne 1933. Décider d'un sujet de recherche est chose délicate; le Maître hésite : le débutant saura-t-il, pour triompher d'inévitables déboires, persévérer et ne pas s'abandonner à une rancune contre le guide qu'il a pourtant sollicité? Le disciple aussi, hésite : n'est-il pas trop ambitieux? Lancé sur des sentiers nouveaux, ne s'expose-t-il pas à un abandon démoralisant ... et vexant?

Le destin m'a été favorable. Le mémoire que je peux publier aujourd'hui représente plus de quatre années d'efforts têtus et continus, sans autre repos que celui imposé, parfois, par la maladie. Puisse son instigateur n'être pas déçu : ses encouragements, ses

amicales critiques m'ont été précieux ; vers lui vont ma reconnaissance et mon admiration.

M. le Professeur FEYTAUD, mon chef de service, guida jadis mes premiers travaux anatomiques. Il m'a permis de consacrer, en dehors du service des Travaux pratiques, le maximum de temps à mes recherches, m'a fourni, aussi vite que le permettaient les modestes crédits d'un laboratoire provincial, ce qui m'était indispensable et a mis à ma disposition sa bibliothèque personnelle. Enfin et surtout, j'ai reçu de lui des conseils amicaux, paternels même, dans bien des circonstances. Qu'il soit assuré que je ne l'oublie pas.

M. le Professeur CAULLERY a bien voulu présenter mes notes préliminaires, consacrer des moments, dont je mesurais tout le prix, à écouter mes projets et mes explications, et me faire bénéficier de son érudition biologique.

Il m'a fait l'honneur d'accepter la présidence de mon jury de thèse : je le prie d'agréer l'hommage de ma profonde gratitude.

M. le Professeur PÉREZ m'a réservé un accueil bienveillant et attentif et a mis à ma disposition sa connaissance approfondie de la Métamorphose des Insectes. Je lui demande d'accepter l'expression de ma respectueuse reconnaissance.

A MM. les Professeurs JEANNEL, ROBERT-LÉVY, FAGE, PICART, BERLAND, GRASSÉ qui m'ont accordé des conversations fertiles en enseignements, j'adresse mes très vifs remerciements.

MM. MÉTALNIKOV de l'Institut Pasteur, SÉCRÉTAIN, Directeur de la Station Séricicole d'Alès m'ont, à plusieurs reprises, fourni des souches de Galleries et de Vers à soie ; je les en remercie bien sincèrement.

La réalisation de mes nombreuses expériences a été notablement aidée, ou même rendue possible, par une subvention que m'ont accordée les Administrateurs de la Caisse Nationale de la Recherche sur la proposition de MM. les Professeurs DUBOSCQ et GUILLIERMOND. Ils voudront bien trouver ici, avec la justification de leur appui, l'expression de ma vive gratitude.

Mes recherches bibliographiques ont été grandement facilitées par les Bibliothécaires des Facultés de Bordeaux, M. HAHN, Mlle GIRAUD, et leurs collaborateurs ; je tiens à les remercier ainsi que leurs collègues d'autres Universités qui ont largement répondu à mes demandes de prêt.

M. DENIS, grâce à qui j'ai pu accroître mes connaissances en langue germanique, et résoudre les difficultés de nombreux textes, m'a rendu le signalé service de me procurer en abondance des feuilles de mûrier et d'assurer la distribution de nombreux repas à mes récents élevages.

A des titres divers MM. SUIRE, BRUNETEAU, DELAGE, DUPÉRÉ ont droit à ma reconnaissance.

Ajouterai-je que, malgré toutes ces conditions favorables, il en restait une qui, si elle avait fait défaut, aurait ruiné mes espoirs ? Dans la douce atmosphère du foyer désiré, femme et enfants ont, par leur affection et leur compréhension, stimulé mon courage d'entreprendre, renforcé ma volonté de persévérer. Que de jeux bruyants arrêtés sans murmure parce qu'ils gênaient mes lectures ou mes réflexions ! Que de promenades ou d'ouvrages délassants, après un lourd service d'enseignement, abandonnés pour venir au laboratoire m'apporter une précieuse aide matérielle et morale ! Pendant l'été, cette quiétude se prolongeait chez nos parents qui, de leur mieux, facilitaient la poursuite de mes travaux. Dans le domaine affectif, de tels bienfaits n'ont pas de prix. Ce sont des dettes qu'il faut avouer... et qui ne se paient pas.

INTRODUCTION

BUT DU TRAVAIL ET PLAN DU MÉMOIRE

Lorsqu'à la fin de 1933 M. AVEL nous suggéra de vérifier les expériences d'écérébration réalisées par KOPEC sur des chenilles de Lépidoptères, nous n'avions pratiqué, ni vu pratiquer, la moindre opération chirurgicale sur des Invertébrés; plusieurs mois furent nécessaires pour réunir animaux et matériel. Ceux-ci, en prévision d'un gros déchet opératoire qui, d'ailleurs, ne se produisit pas, furent d'abord des *Galleria mellonella* L.

Par la suite, les expériences furent également conduites avec des *Lymantria dispar* L. et surtout des *Bombyx mori* L.

En 1935, M. AVEL nous signala le travail tout récent de WIGLESWORTH sur le rôle des *corpora allata*, ce qui donna une orientation nouvelle à nos recherches. Nous nous sommes attaché, deux ans durant, à réaliser l'étude expérimentale précise que méritaient ces organules, particulièrement petits chez les chenilles de Lépidoptères.

La question des ligatures nous apparut beaucoup plus complexe que nos prédécesseurs ne l'avaient cru, et nous avons été amené à réaliser dans cette direction une expérimentation très étendue.

L'extension de nos expériences nous a obligé, chemin faisant, à étudier avec soin la variation du nombre des mues dans nos élevages, et certains points de biologie normale ou expérimentale (jeûne, transit intestinal, etc...), questions que nous traitons sommairement au début de ce mémoire, dont le plan, conçu une fois tous les résultats obtenus, s'écarte naturellement un peu du plan des recherches.

Le problème qui nous était posé a été, autant que possible, attaqué par des méthodes différentes et complémentaires (ligatures, extirpations et greffes). Bien des difficultés de méthode ou d'interprétation n'ont pu, à ce jour, être surmontées. Ce travail ne constitue, espérons-nous, qu'un jalon sur la voie de nos travaux : une importante documentation histologique viendra prochainement le compléter.

Plan du mémoire.

Techniques générales (élevages et opérations) . .	Chapitre I
Recherches biologiques préliminaires :	
Le nombre des mues	Chapitre II
Le jeûne	Chapitre III
Expériences de ligatures	Chapitre IV
Expériences chirurgicales :	
Rôle du système nerveux, chaîne nerveuse .	Chapitre V
cerveau	Chapitre VI
ganglion frontal .	Chapitre VII
Rôle des <i>corpora allata</i> (Ablation). . . .	Chapitre VIII
(Greffe)	Chapitre IX
Expériences complémentaires relatives aux ligatures	Chapitre X
La présence des hormones de métamorphose est- elle démontrée ?	Chapitre XI
Résumé et conclusions.	

CHAPITRE I

TECHNIQUES GÉNÉRALES

A. — TECHNIQUES D'ÉLEVAGE ET BIOLOGIE DES ANIMAUX D'EXPÉRIENCE.

- § 1. — *Bombyx mori* (p. 7).
- § 2. — *Lymantria dispar* (p. 11).
- § 3. — *Galleria mellonella* (p. 11).

B. — TECHNIQUES COMMUNES A TOUTES LES OPÉRATIONS.

- § 1. — *Anesthésie* (p. 13).
- § 2. — *Instruments* : a) microscope ; b) l'éclairage ; c) plaque d'opération ; d) accessoires ; e) matériel pour fermer les plaies (p. 14).
- § 3. — *Soins post-opératoires* (p. 16).

C. — LISTE-CODE DES ABRÉVIATIONS.

A. — Techniques d'élevage et biologie des animaux d'expérience.

Parce que leurs métamorphoses complètes permettent des expériences démonstratives, nous avons utilisé uniquement des Lépidoptères et nous avons choisi les espèces qui pouvaient le mieux s'accommoder du local et du matériel dont nous disposions : la Teigne des ruches (*Galleria mellonella* L.) et le Ver à soie (*Bombyx mori* L.). Nous avons élevé aussi, sur une moindre échelle, *Lymantria dispar* L. parce que cette chenille fut utilisée par Копец pour la plupart de ses expériences (1916-1917-1922, etc...).

La réalisation d'un travail expérimental n'est possible qu'en disposant d'animaux nombreux, homogènes, vigoureux et biologiquement bien connus. Elle ne saurait être subordonnée au hasard de captures plus ou moins abondantes.

L'élevage des animaux destinés à des expériences est donc une nécessité primordiale. Et cette nécessité est une lourde charge pour le débutant qui — comme nous — doit assurer seul toutes les besognes, depuis le nettoyage et le chauffage du local, la cueillette de la nourriture, jusqu'au lavage et à la désinfection des vases, bocalx,

cages, etc., travaux absorbant un temps qui est perdu pour l'expérimentation proprement dite.

Les animaux que nous avons choisis comme sujets d'expérience sont trop connus pour qu'il soit utile de rappeler longuement leur morphologie et leur biologie. Nous leur avons d'ailleurs, consacré une publication spéciale (BOUNHIOL, 1938) où sont exposés, en détail, les dispositifs et les méthodes d'élevage que nous avons employés et quelques points particuliers de biologie éclairés par des travaux récents.

Les faits biologiques spéciaux, dont la connaissance est nécessaire pour comprendre et interpréter nos expériences, seront, comme les descriptions anatomiques indispensables, indiqués aux chapitres correspondant à ces expériences.

§ 1. — *Bombyx mori*.

Nos élevages de vers à soie se développaient dans une large galerie vitrée et aérable. Les températures extrêmes de chaque jour, indiquées par un thermomètre à maximum et à minimum, étaient notées sur une feuille *ad hoc* où était notée également l'humidité lue à un Hygromètre de SAUSSURE ; suivant les lectures faites et l'allure des courbes, on allumait le poêle ou, au contraire, de nombreux casiers de vers précoces, étaient descendus de 11 heures à 17 heures, dans un sous-sol frais.

Les souches étaient, soit des mélanges d'œufs fournis par la Station séricicole d'Alès, soit des pontes recueillies au laboratoire et généralement filles des précédentes ; tantôt ces pontes étaient bivolatinisées artificiellement (méthode à l'acide chlorhydrique), tantôt elles étaient gardées au froid pour n'être utilisées que l'année suivante, parfois en automne seulement, concurremment avec de nouveaux mélanges reçus d'Alès. Nous pouvions ainsi disposer d'animaux opérables du début de mai à la mi-novembre.

A chaque série ou ponte correspondait une fiche générale d'élevage et un matricule, un indicatif, qui, à l'aide de quelques chiffres et signes, indiquait sa provenance (voir liste des abréviations, page 17).

Pour les incubations, au début du printemps et en automne, nous utilisions soit des lampes chauffantes soit une étuve électrique, quand elle était à notre disposition.

Les vers étaient élevés dans des casiers de carton plié disposés sur des claies grillagées, elles-mêmes posées sur des tables ou des tréteaux. Ils étaient nourris 5 fois par jour.

La chenille du *B. mori* passe de 2-3 millimètres, à la naissance, à 75-80 millimètres le 10^e jour après la dernière mue. L'accroissement est progressif, sauf pour le crâne, et seulement interrompu pendant les mues.

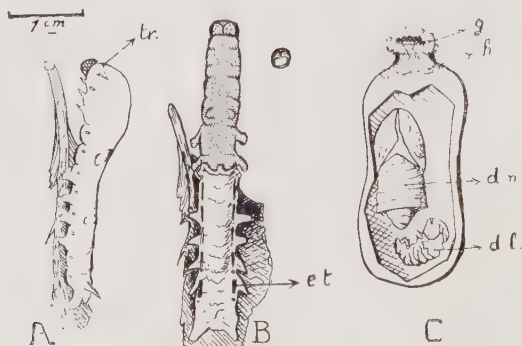


Fig. 1. — Mue du Ver à soie ($\times 1/2$).

A. Ver en IV^e mue (au stade du triangle : *tr.*). — B. Le même, un peu plus tard : en train de quitter la dépouille qui reste accrochée à son support ; sa large tête contraste avec l'exuvie crânienne tombée à droite ; *e. t.* = exuvies pigmentées des troncs trachéens. — C. Cocon abandonné par l'imago qui a formé, en sortant, le goulot *g.* dans la zone *h* humectée par sa salive ; *d. n.* = dépouille nymphale ; *d. l.* = dépouille larvaire précédemment abandonnée par la nymphe.

Dès qu'une mue se déclare dans un casier, il faut séparer ceux qui mangent encore, des vers muants demeurés sur les feuilles sèches de la veille, et dont l'attitude et l'aspect caractéristiques se retrouvent à peu près les mêmes à chaque mue (fig. 1, A). La période de la mue dure assez longtemps (24 heures environ) pour ne pas passer inaperçue.

Les vers ayant fini de muer (muats), aussi facilement reconnaissables, sont groupés et marqués de la couleur du jour ⁽¹⁾ et d'un signe caractéristique de la ponte (trait transversal en arrière de

⁽¹⁾ Lundi : rouge éosine ; mardi : noir ; mercredi : bleu ; jeudi : rose fuchsine ; vendredi : vert ; samedi : jaune ; dimanche : violet.

l'éperon abdominal, trait longitudinal axial ou latéral, etc...), une nouvelle *fiche de lot* est immédiatement constituée pour ces vers nouvellement marqués.

Quand les vers sont au dernier âge, il faut dépister ceux qui, vers le 10^e jour après la dernière mue, dédaignent la nourriture,

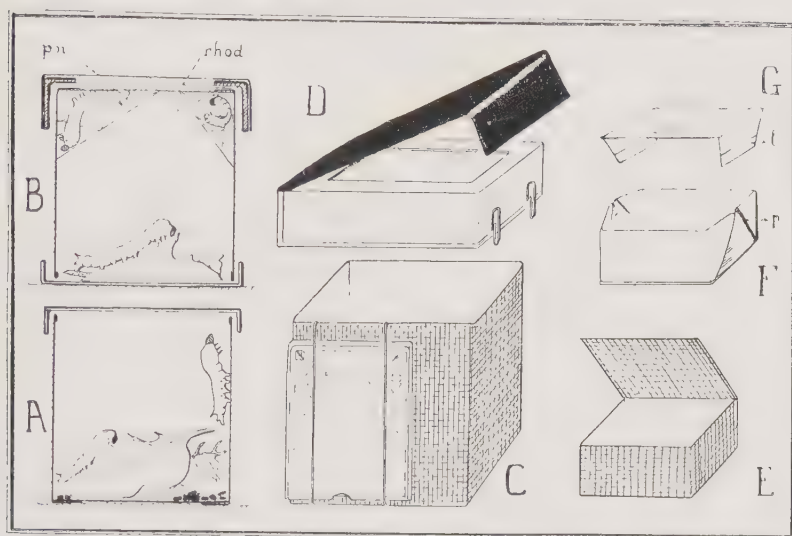


Fig. 2. — Cages d'élevage pour Vers à soie ($\times 1/6$).

- A. Coupe d'une cage-type avec, à droite, un ver « en montée ». — B. La même après retournement et adjonction d'un couvre-fond spécial à fenêtre transparente (*rhod.*) recouverte de papier noir (*p. n.*) ; en haut, à droite, un ver a commencé son cocon à gauche, un autre file la « bourre ».
- C. La cage en perspective avec la fiche du lot sous étui transparent. — D. Le couvre-fond à fenêtre, le papier noir soulevé.
- E. Cagette à couvercle pour isolement individuel des opérés.
- F. Boîte de fort papier plié pour grouper les cocons. — G. son couvercle.
- Pour les détails techniques, voir BOUNHIOL (1938). Le grillage n'a été dessiné que sur deux faces, en C et E, pour simplifier.

ont tendance à se promener, et cherchent un emplacement favorable pour y filer. C'est, avec l'âge adulte, le seul moment de sa vie où le *B. mori* est vagabond et doit être emprisonné. On coiffe les casiers où l'appétit diminue, d'une cage grillagée de taille appropriée et munie d'un couvre-fond spécial permettant d'observer les vers sans les déranger (fig. 2, C, D). Si le lot était déjà isolé en cage (fig. 2, A), on retourne cette cage et la munit d'un couvre-fond.

Quand les vers ont filé, les cocons sont détachés, marqués et déposés dans une petite boîte de carton (fig. 2, F, G) ; 3 ou 4 jours après le début du filage on pratique au ciseau un volet dans le cocon pour surveiller le moment de la mue nymphale et le noter.

Les chrysalides sont laissées — ou remises — dans leur cocon. Sur la boîte où elles se trouvent sera indiquée, en évidence, la date

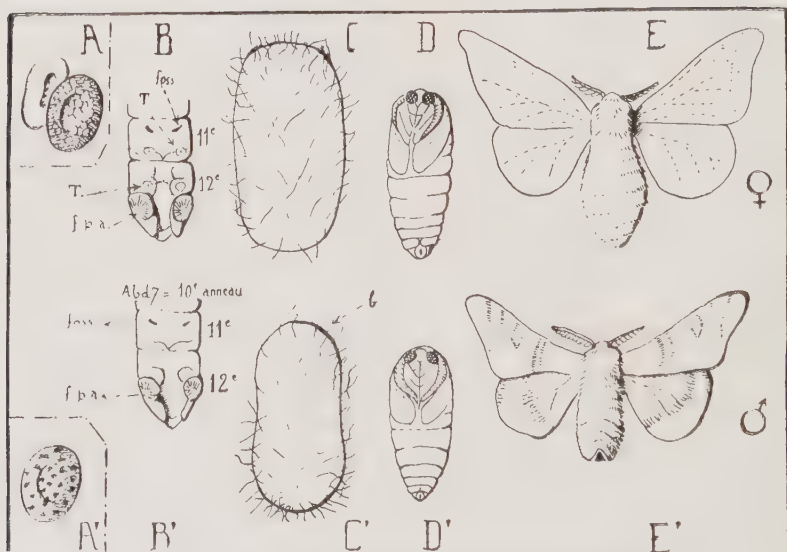


Fig. 3. — Distinction des sexes chez *Bombyx mori*.

En haut (A à E) : caractères relatifs à la femelle. En bas (A' à E'), caractères relatifs au mâle. — A : aspect microscopique des œufs donnant (selon SÉCRÉTAINE) une majorité de femelles. — A' : aspect de ceux donnant une majorité de mâles. — B-B' : derniers segments abdominaux vus ventralement. foss. = fossettes. T : tache claire centrée d'un point noir. f. p. a. = fausses pattes anales. — C-C' : cocons : aspect différent suivant MICHAEL (non confirmé par nos observations). b : fils de la bourre. — D-D' : nymphes ou chrysalides vues ventralement : disposition différente des orifices génitaux. — E-E' : les adultes. Le mâle choisi E' présentait sur les ailes des bandes « fumées » particulièrement nettes.

(10 à 12 jours après la mue nymphale) à partir de laquelle on devra surveiller l'émergence de l'adulte.

Pour obtenir des pontes isolées, on choisira de beaux spécimens de chrysalides des deux sexes (fig. 3, D, D') que l'on groupe par couples dans des boîtes spéciales (fig. 2, F) où auront lieu copulation et ponte.

§ 2. — *Lymantria dispar*.

Une grande partie de l'organisation précédente s'applique à *Lymantria dispar*. Sa chenille ne mange guère que la nuit, aussi est-il pratique de lui distribuer le soir la nourriture (dans notre cas prunier). Très vagabondes, ces chenilles doivent être élevées dans des flacons à large ouverture grillagée. Leurs excréments, moins secs que ceux du Ver à soie, doivent être souvent enlevés (chaque jour pendant le dernier âge). Les sujets en mue se reconnaissent à une auréole claire au niveau de la nuque ; les muats ont d'abord une tête jaune citron et le poil souple et roux. Ces poils empêchent le marquage ordinaire et rendent obligatoire l'isolement par petits groupes, la distinction des individus pouvant se faire grâce à des tonsures partielles.

§ 3. — *Galleria mellonella*.

A la belle saison, les élevages de *Galleria* étaient mis en veilleuse, l'hiver, au contraire, nous les développons. Leur entretien est beaucoup moins assujettissant que celui des Bombicides parce que la nourriture — cire ou aliment spécial d'HAYDAK (1936) — peut n'être distribuée qu'une ou deux fois par semaine, et l'observation peut n'être pas quotidienne pour tous les bocaux d'élevage si l'on se contente, comme nous l'avons fait, d'isoler les chenilles seulement à l'avant-dernière mue ou après la dernière.

Un simple coup d'œil, avant même d'avoir ouvert la porte vitrée de l'étuve (30-32°), permettait de reconnaître les bocaux à visiter : ils étaient ornés d'une bande de papier de la couleur du jour de la visite ; après examen, nettoyage, etc., ils étaient munis d'une autre bande colorée indiquant le jour de la visite suivante.

Les mues, beaucoup plus fugaces que chez les Bombyx, sont plus difficiles à observer, parce que la chenille de *Galleria* vit dans des galeries à l'abri des regards et s'enferme, en outre, dans un étui soyeux pour la durée de la mue. En ouvrant cet étui, on constate que la chenille qui l'habite, relativement moins agile que ses congénères, a la tête étroite par rapport au thorax et comme protractée : une bande blanche sépare le crâne brun de l'écusson thoracique également foncé. De telles chenilles doivent être isolées immédiatement et observées toutes les douze heures. Après la mue, la chenille a une tête aussi large que le thorax (fig. 4, B), d'abord pâle comme le corps puis orangée et enfin brune, 8 à 12 heures après ; elle semble alors en continuité avec la tache brune thoracique

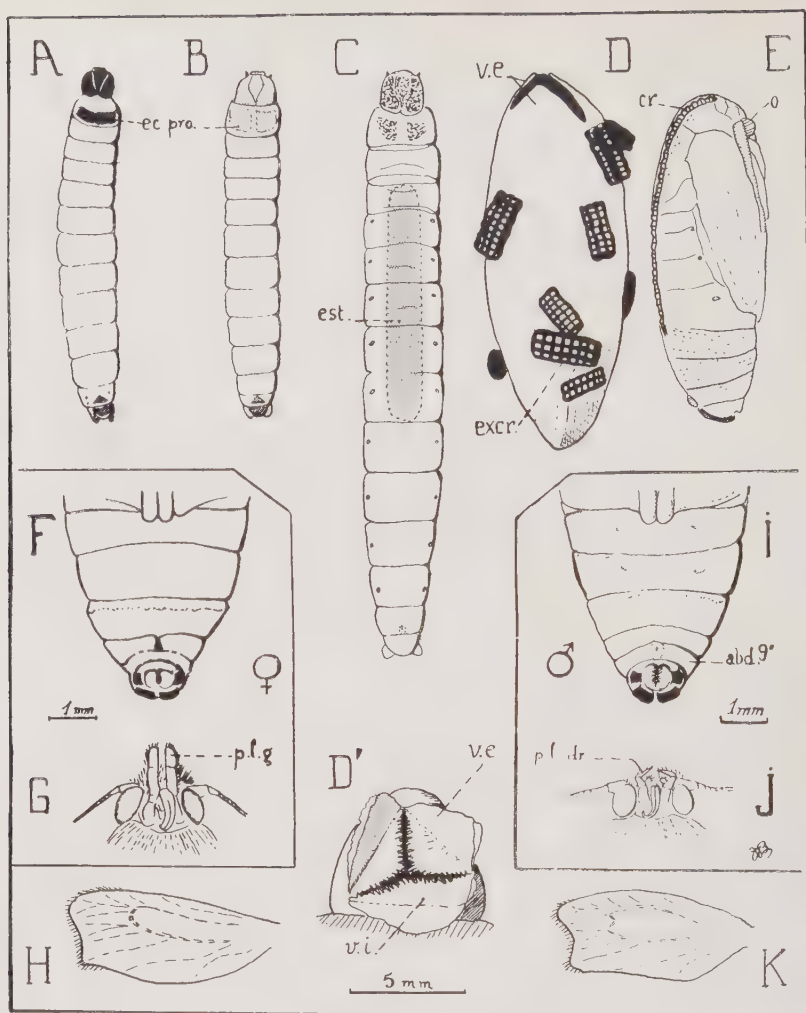


Fig. 4. — Morphologie de *Galleria mellonella*. Distinction des sexes.

- A, Chenille peu avant la dernière mue. *ec. proth.* = écusson prothoracique avec ses taches pigmentées. — B, Chenille peu après la dernière mue, crâne et ornements encore pâles. — C, Chenille 4 à 5 j. après D. M. (taille maximum) : *est* = estomac plein d'aliments visible par transparence. — D, Cocon : *v. e.* = 2 des 3 valves externes. *excr.* = excrément enrobé au début du filage. — D', ouverture, vue de face, d'un cocon particulièrement bien construit : les valves externes (*v. e.*) ont été écartées pour montrer les valves internes (*v. i.*). — E, Nymphe (vue du côté droit : *o.* = œil ; *cr.* = crête dorsale. — F, Nymphe ♀ : vue ventrale de la partie postérieure. — I, Nymphe ♂ : vue ventrale de la partie postérieure. — G, Tête de papillon ♀ : vue ventrale. — J, Tête de papillon ♂ : vue ventrale. — *p. l.* = palpes labiaux ; — H, aile antérieure droite de ♀. — K, aile ant. droite de ♂. — N. B. Les figures F, G. et I, J. en cartouches latérales sont à un grossissement double des autres (voir les échelles).

(TCHANG, 1928). On trouve, abandonnées dans le bocal à muants, la capsule crânienne et l'exuvie, dont la couleur permet d'identifier la chenille. Il faut alors marquer de nouveau les chenilles (solution gommeuse colorée) et ne les grouper qu'en présence de nourriture car le cannibalisme sévirait.

Après avoir subi la dernière mue, la chenille, dite « adulte », s'alimente beaucoup et atteint en 4 jours la taille maximum ; elle se met alors à circuler dans des tubes soyeux, mangeant dès lors peu ou pas. Cette phase d'activité est d'une durée beaucoup moins régulière que chez *B. mori* et cette différence tient, pensons-nous, au fait qu'aucune défécation définitive n'en vient marquer le terme. Le plus souvent, cette phase de circulation, homologue de la montée du ver à soie et probablement de la descente en terre d'autres larves (sphingides, muscides), dure le plus souvent plus d'un jour et parfois plus de deux pendant lesquels la taille reste sub-constante.

Le début du filage du cocon est, d'autre part, très difficile à saisir chez *Galleria* puisque la chenille est toujours plus ou moins entourée d'une enveloppe soyeuse. Le cocon proprement dit, toujours ouvert à une extrémité, est exécuté en 2 jours à 2 jours 1/2.

La mue nymphale se produit 24 à 26 heures après la fin du filage. La vie de la nymphe dure 8 à 9 jours.

Pour avoir des pontes isolées, il faut réunir un ♂ et une ♀ reconnus aux caractères représentés (fig. 4, F, G, I, J) et offrir à la ♀, dans la même enceinte, un support convenable pour la ponte. Nous avons consacré une longue description illustrée aux nombreux procédés que nous avons essayés, ainsi qu'à la façon de déplacer les papillons sans les manipuler (BOUNHIOL, 1938).

B. — Techniques et matériel communs aux opérations.

§ 1. — *Anesthésie.*

Les bêtes doivent être anesthésiées à l'éther dans des vases d'anesthésie : tubes en gros verre de 40 centimètres cubes environ fermés par un bouchon muni d'un tampon d'ouate sur lequel sont versées les gouttes d'éther. Au fond est placé un petit sac de sable fin qui absorbe automatiquement les liquides divers qu'émettent les animaux en s'endormant. Ce sac peut être changé, contenu et contenant séparément lavés et stérilisés.

Le séjour dans le tube d'anesthésie varie suivant l'espèce, suivant la taille de l'individu, suivant l'opération projetée. On doit toujours la réduire au minimum compatible avec l'exécution commode de l'opération.

Nous avons fait, sur de nombreux sujets, une étude des phénomènes d'anesthésie : a été noté comme fin de la narcose, le moment où l'animal se remet sur ses pattes, se déplace de lui-même soit vers la nourriture, soit vers un abri. Longtemps avant ce moment, il s'agit et on peut dire que le tiers ou le quart de la période de narcose en constitue la seule fraction chirurgicalement utilisable, l'insensibilité et la résolution musculaire totales étant nécessaires.

Pour la Gallérie, pratiquement, les doses les plus favorables sont :

Au dernier stade avant la nymphose : V gouttes, 10 minutes ; X gouttes, 5 minutes. Exceptionnellement : XV gouttes, 10 minutes. Les deux premières doses ne donnent jamais de mortalité.

Pour l'avant-dernier stade : V gouttes, 5 minutes ; X gouttes, 5 minutes.

Pour le Ver à soie :

Au dernier âge : X gouttes, 10 à 15 minutes.

A l'avant-dernier âge ou à l'approche de la nymphose : VII gouttes, 8-10 minutes ; vers plus jeunes : V gouttes, 6-8 minutes.

Remarque : un court séjour dans une atmosphère fortement anesthésiante est moins toxique qu'un séjour prolongé dans une atmosphère moyennement anesthésique, mais on ne peut descendre au-dessous d'un temps minimum d'action parce que, pendant plus d'une minute au début, les stigmates restent fermés.

§ 2. — *Matériel opératoire.*

La figure 5 montre l'ensemble de ce matériel disposé pour une opération. Donnons quelques précisions sur sa composition.

a) **Microscope binoculaire** de GREENOUGH monté sur son pied dermatoscopique de façon que l'opérateur puisse commodément poser ses avant-bras sur la table. Les grossissements les plus utilisés furent, suivant l'opération, 14 $\times$, 20 à 25 $\times$; 30 et 37 $\times$ exceptionnellement.

b) **L'éclairage** a fait l'objet d'essais nombreux : la lumière du jour, suffisante à la belle saison, doit toujours pouvoir être renforcée par une lampe électrique portative (type à col de cygne ou mieux G. M. S. STIASNIE dont l'intensité est réglable). Pendant certains temps opératoires délicats, et pour

de courts instants il est parfois nécessaire d'éclairer vivement la plaie opératoire; cette variation d'éclairage doit satisfaire à deux conditions principales : 1^o ne pas brûler les tissus de l'opéré; 2^o être déclenchable à volonté sans interrompre le maniement des instruments.

Nous avons réalisé le dispositif suivant qui a été certainement un facteur de réussite pour les opérations les plus délicates.

La lampe est une lampe de feu arrière de bicyclette dans laquelle le verre rouge a été supprimé; l'ampoule est une 4-6 volts alimentée par un transformateur, branché sur le courant urbain; quant à l'interrupteur, c'est un sys-



Fig. 5. — Installation opératoire.

Au premier plan (de droite à gauche) : les instruments fins sous boîte vitrée, divers accessoires, poudriers, plaques opératoires, — le microscope d'opération avec, sous la poignée, sa lampe spéciale déclenchable au pied. — La cagette destinée à l'opéré et le microscope destiné aux vérifications des pièces opératoires.

Au second plan : matériel pour luter et la lampe G. M. S. à rhéostat.

tème à pression du type pour « tête de lit » disposé dans un bâti convenable placé sous la table, à terre, et fonctionnant par pesée légère d'un pied; les mains ne sont ainsi jamais dérangées de leur acte opératoire. La position de notre lampe dans la poignée du micro donne aux rayons éclairants une efficacité très supérieure à celle résultant de divers emplacements donnés par des constructeurs à leur appareil éclairant. Le faisceau lumineux fourni est presque horizontal et, s'il se réfléchit sur les liquides de la plaie opératoire, continue son chemin vers l'avant sans être capté par les objectifs, d'où peu ou pas d'images de la source, de « luisants » si fatigants. Enfin, dans le cas des opérations intra-crâniennes, l'orifice de trépanation étant forcément tourné vers la direction des instruments, donc vers l'opérateur, la position

de notre lampe est alors celle qui permet le mieux aux rayons lumineux de pénétrer largement dans cette plaie opératoire.

c) **La table d'opération** proprement dite est constituée par une plaque épaisse de paraffine dont la surface supérieure est creusée de cavités de forme variable suivant l'opération, et le plus souvent munie d'anneaux en caoutchouc destinés à immobiliser le patient et, dans une certaine mesure, à faire garrot et à diminuer l'afflux hémolymphatique vers la plaie.

d) **Accessoires** divers : un poudrier à couvercle contenant de l'eau distillée bouillie ; dans le couvercle, retourné pendant l'opération, on met des tampons de coton stérilisés dans l'eau bouillie, le tout est destiné à laver et essuyer les instruments en cours d'opération et immédiatement après pour éviter, sur leur tranchant, les dépôts desséchés de sang et débris organiques variés. Un autre poudrier contient de petits rectangles de papier filtre, stérilisés à sec au besoin, destinés à tamponner les hémorragies ; un autre : du RINGER et une pipette fine permet de faire des affusions de ce liquide si les tissus opératoires se dessèchent.

Des lames porte-objet, dont une toujours prête, avec une goutte d'eau formolée pour recueillir une pièce opératoire et en vérifier sommairement l'identité à un microscope voisin.

e) **Matériel pour obturer** certaines plaies ; du lut lanoline-colophane, de R. DU NOYER, dans une capsule de porcelaine sur bain de sable chauffé sur un petit bunsen ou une lampe à alcool. Un fer à luter disposé près de la flamme, de façon à être toujours à une température optima (rouge sombre, s'il est en fer).

f) **Les instruments** doivent pouvoir être atteints à tâtons, sans difficultés, les yeux ne quittant pas les oculaires et ils doivent aussi pouvoir être abrités et transportés ; nous avons, dans ce but, modifié une boîte à collections d'insectes dont le bord a été abattu de deux côtés et où un nouveau fond incliné a été disposé pour recevoir les outils, toujours dans le même ordre. Sitôt l'opération terminée et les outils nettoyés, le couvercle vitré est rabattu et les protège de la poussière tout en les laissant visibles. Parmi les instruments les plus usuels citons : ciseaux de Mac DOWELL très effilés : deux paires ; pinces très fines : trois paires ; aiguilles, crochets en verre, etc. ; les instruments « très fins » sont aiguisés, selon la technique décrite par AVEL (1929), et stérilisés à l'alcool peu avant toute opération.

§ 3. — Soins post-opératoires.

Les opérés sont transportés avec précaution sur une table voisine où leur réveil sera surveillé pour parer à une hémorragie secondaire éventuelle.

Les animaux en expériences (opérés, jeûneurs, ligaturés, etc...) sont ensuite enfermés le plus souvent dans des cagettes spéciales (vers à soie) (fig. 2, E), ou des petits bocalx vissés (*Galleria*), ou des verres à ventouse recouverts de gaze (*Lymantria*). Si *B. mori* et *L. dispar* sont susceptibles de s'alimenter, on leur distribue des fragments rectangulaires, découpés aux ciseaux dans des feuil-

les, de façon à pouvoir constater la moindre encoche, la moindre morsure et qu'on dispose près de la bouche de l'opéré, dans le plan sagittal de sa tête, position la plus favorable pour l'attaque mandibulaire. Tous renseignements utiles sont naturellement portés sur les fiches d'expériences.

C. — Code des abréviations.

En principe, les matricules des séries d'opérations comportent l'initiale du nom de l'opération (noms conformes à la nomenclature chirurgicale internationale). Les lettres romaines sont affectées à *B. mori*.

Les lettres grecques sont affectées à *Galleria*.

Les lettres gothiques sont affectées à *Lymantria*.

L₁₀₅ ligature série 105 A₅₀ Allatacorporectomie P₄₀₃ transPlantation (greffe) de C. A. Série 403. ε₉ Ecérébration.

6-10-37 = date : 6 octobre 1937.

35 M Mélange de pontes reçues d'Alès au printemps 1935.

37 M₁ Mélange n° 1 de pontes race Almeria reçues en 1937.

36 M_{3a} Ponte *a* dont les géniteurs étaient du mélange n° 3 de 1936.

36 M_{3b}² 2^e ponte de même origine que la précédente mais bivoltinisée (exposant 2) pour avoir un développement immédiat en été 1936.

36 M_{3e}^{2a} Ponte n° 1 dont les géniteurs sont issus de la 5^e ponte *e* bivoltinisée provenant elle-même des géniteurs M₃.

T/Th ; Abd 6/7 Ligature (ou section nerveuse) pratiquée entre la tête et le thorax ; entre les 6^e et 7^e segments (ou ganglions) abdominaux.

III-1/D-7 Greffon, âgé de 1 jour après la III^e mue, implanté dans un sujet âgé de 7 jours après la dernière mue.

5 (II-3)/D-13,5 cinq greffons, âgés de 3 jours après II^e mue, implantés dans un sujet âgé de 13,5 jours après dernière mue.

/D-0 porte-greffe âgé de moins d'un jour après la dernière mue.

Les numéros d'ordre des mues sont, en principe, en chiffres romains : I^{re}, II^e, III^e ... et D. M. (dernière mue).

Les numéros d'ordre des âges, les nombres de jours, sont en chiffres arabes. Le nombre de sujets d'une expérience est indiqué en toutes lettres.

alim. fac. alimentation facultative.

alim. indis. alimentation indispensable.

b. op. ; t. b. op. ; b. bonne opération ; très bonne opération ; bien.

C. A. corpora allata.

coag. coagulation.

d. a. dernier âge. — d. d. dernière défécation.

dep. dépouillée, dépouillement.

flex. cep. ou flex. c. flexion céphalique.

Ggn. ganglion. Ggn s-o ganglion sous-œsophagien.

Gl. mand.	glande mandibulaire.
Hémo. ; hémo. sec.	hémorragie ; hémorragie secondaire.
lab.	laborieux, laborieuse.
l. s.	longue survie.
m. à j.	mise à jeun.
mange o	ne mange pas. — mange ++ mange bien.
Md.	mandibule.
Ny	nymphé.
part. ant., part. post.	partie antérieure, partie postérieure.
S. N.	système nerveux.
Tem. ; tem. an. ; tem. chir.	témoin ; témoin anesthésié ; témoin chirurgical.

CHAPITRE II

RECHERCHES BIOLOGIQUES PRÉLIMINAIRES

A. — LE NOMBRE DES MUES.

1. — *Bombyx mori*.

α. Variation du nombre des mues (p. 20).

β. Recherches personnelles. Notion de mue intercalaire (p. 21).

γ. Nouveaux arguments (p. 22).

δ. Conclusion pratique (p. 24).

2. — *Galleria mellonella* (p. 25).

3. — *Cas de Lymantria dispar* (p. 26).

B. — CONSIDÉRATIONS SUR LE DERNIER AGE; Époque de la dernière défécation.

1^o *B. mori* (p. 27); 2^o *G. mellonella* (p. 28); 3^o Conclusion (p. 29).

Avant de parler des expériences chirurgicales réalisées dans le dessein de rechercher le rôle de divers organes dans la Métamorphose des Insectes, nous devons préalablement exposer le résultat d'observations et d'expériences adjuvantes nécessaires pour interpréter correctement les expériences fondamentales.

A. — Le nombre des mues.

Le bref exposé précédent a permis de voir que nous avons voulu, comme tout expérimentateur consciencieux, disposer d'animaux en bonne forme et à développement régulier. Mais cette condition nécessaire n'était pas suffisante : nous avons grand intérêt à partir d'animaux dont, non seulement le passé était bien connu par les fiches d'élevage, mais encore dont l'avenir fût partiellement prévisible avec une certaine sécurité.

Pour estimer le degré de perturbation apporté dans l'existence d'un sujet par une opération, il suffirait, semble-t-il, de comparer le comportement ultérieur de l'opéré à celui d'un témoin du même lot. Mais cette comparaison n'est légitime que si tous les sujets d'un même lot ont une évolution identique. Or il n'en est rien, et

en particulier sur un point capital : la durée des stades et surtout le nombre des mues.

Comment, dès lors, pouvoir affirmer, comme l'ont fait des auteurs, qu'un animal a présenté, du fait du traitement subi, $n + 1$ mues si des témoins, également, sont susceptibles d'en présenter ce même nombre? Comment, d'autre part, pouvoir estimer qu'une opération a fait sauter une ou deux mues à une larve, si l'on n'est pas en mesure, avant une opération précoce, de connaître le nombre des mues que le sujet est destiné à accomplir si on ne l'opère pas.

Nettement distinct de celui consistant à pratiquer des élevages soignés pour permettre des *comparaisons*, le problème qui se pose cette fois comporte une grosse part de *prévision* car ce n'est pas une solution, quand on veut opérer un animal à la III^e mue, d'attendre sa métamorphose pour connaître le nombre de mues qu'il lui restait à subir.

Nous allons donc examiner les cas où une telle prévision est nécessaire et comment nous avons pu la réaliser avec une sécurité suffisante.

§ 1. — *Bombyx mori*.

α) *Le nombre de ses mues varie :*

1^o suivant les races : il y a des races à 3 mues, des races à 4 mues, et exceptionnellement OGURA (1932) a étudié une race ou pseudo-race à 5 mues. Il y a enfin des hybrides des unes et des autres dont le nombre de mues varie suivant les générations. Nous ne parlons de cette cause que pour l'éliminer : nous avons toujours utilisé des vers à soie de la même race pure : race blanche européenne qui, selon les sériciculteurs les plus compétents, présente constamment 4 mues larvaires avant la mue nymphale.

2^o Pour une même race, le nombre des mues peut varier en fonction des conditions d'élevage (KELLOG et BELL, 1903; NAGAMORI, 1927) et nous l'avons vérifié. Dans les élevages suralimentés, la proportion en est beaucoup plus faible, mais il n'est pas rare d'observer, quand même, des quinquemuants en queue d'élevage d'une race quadrimuant (¹). En revanche, dans les élevages ralentis

(¹) Les italiens désignent aussi les vers à 3, à 4, à 5 mues : *terzini*, *quartini*, *quintini*.

par des causes variées : saison, température basse, nourriture moins abondante ou feuilles plus coriaces, les quinquemuants sont la majorité.

3° Enfin, ce qui est plus grave pour nous, chez des vers élevés à la même saison, dans les mêmes conditions (BOUNHIOL, 1937-1), le nombre de mues de la même ponte peut être 4 ou 5.

β) *Recherches personnelles.* — Deux pontes (400 œufs environ) furent élevées spécialement, dans des conditions aussi rigoureusement semblables que possible ; nous avons pu constater ainsi, que le nombre des mues dépendait en partie de facteurs intrinsèques. Dans des élevages normalement alimentés, la proportion des quinquemuants par rapport aux quadrimuants est de l'ordre de un à deux ou de un à trois.

Ainsi, d'après les constatations indiquées au paragraphe 2°, la vie larvaire en 5 mues — ou les vers quinquemuants s'il y a prédestination originelle — sont les mieux adaptés à un développement lent. Cette impression d'ensemble est confirmée si on étudie, en détail et individuellement, les sujets normalement traités, comme nous l'avons fait pour les deux pontes indiquées.

Récapitulons les arguments et les conclusions publiées après cette étude (J.-J. BOUNHIOL, 1937-1) :

Le quatrième âge, celui qui commence après la III^e mue, est le plus irrégulier en durée. Dans un même lot comprenant des vers ayant fini le même jour la III^e mue, la mue suivante apparaît *en avance*, ou non, suivant qu'elle sera *suivie*, ou non, d'une autre mue larvaire avant la mue nymphale (fig. 6).

Le dernier âge (5^e) est, au contraire, très constant : puisqu'il faut, à un ver ayant subi 5 mues, le même temps pour atteindre la mue nymphale, qu'à un autre n'en ayant fait que quatre, c'est que sa V^e mue n'est pas une mue supplémentaire le conduisant à un stade plus avancé, plus proche de la nymphose, *mais correspond simplement à la IV^e et dernière mue des quadrimuants* ; en subissant 5 mues, il ne fait que *rattraper* ces derniers. L'étude d'un certain nombre de tests prouve que la IV^e mue des quinquemuants est en quelque sorte anormale, intermédiaire entre une III^e et une IV^e mue de quadrimuants. Nous l'appelons pour cela III^e *bis* ce qui indique clairement son caractère complémentaire, intercalaire.

La mue intercalaire est parfois une II^e *bis* ; cette précocité est de mauvais augure et la majorité de ces vers meurt par la suite.

Les vers muant 5 fois, si on ne les suralimente pas après la III^e bis n'atteignent pas toujours la taille finale de ceux qui muent quatre fois, ce qui n'est paradoxal qu'en apparence.

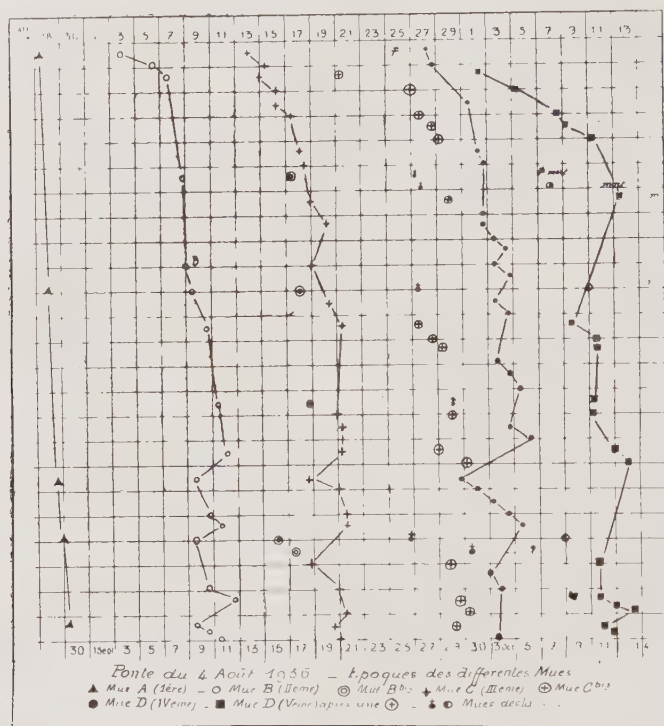


Fig. 6. — Graphique des époques des différentes mues du Ver à soie.

Une ligne horizontale correspond à un même individu ou lot d'individus. En haut, lots (ou individus) les plus précoces. En bas, lots (ou individus) les moins précoces.

Les dates des mues physiologiquement comparables ont été unies par un trait.

Les mues bis (⊕, ⊙) et les mues déclassées (●, ○) ne sont pas réunies.

On voit que les différences individuelles s'exagèrent vers la fin du développement et que les courbes à droite sont les plus tourmentées. Elles sont néanmoins relativement régulières, tandis que les courbes obtenues en joignant des mues théoriquement de même numéro d'ordre (IV^e et III^e bis) seraient absolument irrégulières.

Le dernier âge s'étend de la courbe + à la courbe ● pour les quadrimuants ; des signes ⊕ à la courbe ■ pour les quinquemuants.

γ) Nouveaux arguments : 1° Etude des exuvies céphaliques ou des têtes sur le vivant (fig. 7). Jusqu'à la III^e mue, dans un éle-

vage d'homogénéité moyenne, les capsules céphaliques ont des diamètres transversaux très voisins : 0 mm. 5 au 1^{er} âge ; 0,9 à 1 millimètre au 2^e âge ; 1,3-1,5 au 3^e âge.

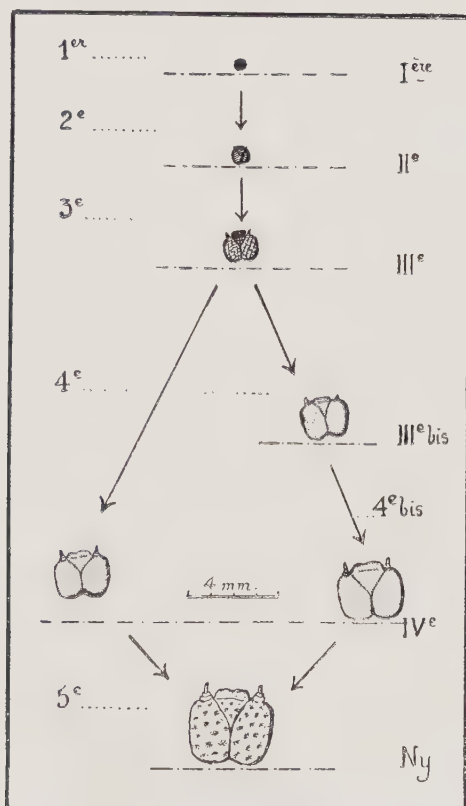


Fig. 7. — Capsules crâniennes de Vers à soie (Décalque de photo).

1^{er}, 2^e, etc., = n^o des stades ou âges.

I^{re}, II^e, etc indiquent l'époque des mues. Le crâne représenté immédiatement au-dessus de chaque ligne mixte transversale est donc celui que la chenille a présenté depuis la fin de la mue précédente et qu'elle va perdre.

La disposition adoptée montre que le crâne des quadrimuants ne se distingue de celui des quinquemuants que pendant seulement une période de la vie larvaire.

A la III^e mue, les différences s'accroissent ; des vers ont une tête de 2,5 à 2,7, d'autres 2,0 seulement. Les premiers, à la mue suivante, acquièrent une tête de 3,6-4,2 ce sera leur dernière mue larvaire. Les seconds à cette mue suivante auront une tête de 2,7

à 3, qui n'atteindra la dimension 3,5 à 4,2 qu'après une V^e mue. Ces données confirment bien que la mue « n° 4 » au sortir de laquelle la tête a 2,7 à 3 millimètres est une mue III^e bis, une mue intercalaire. Les nombres obtenus chevauchent rarement d'un stade à l'autre pour un même élevage, ainsi classé.

2° Les crochets des fausses pattes, les excréments sont également des tests utilisables pour distinguer quadri et quinquemuants.

3° Des épreuves physiologiques montrent bien que la mue supplémentaire est bien effectivement une mue intercalaire : a) diverses opérations (ligatures, écérébrations) ont été pratiquées au dernier âge : que ce dernier âge ait été précédé de 4 ou de 5 mues, les résultats furent absolument identiques ; b) d'autre part, quand on pratique certaines opérations sur un sujet ayant mué quatre fois et qui fera encore une V^e mue avant la mue nymphale, il se comporte non pas comme un sujet quadrimuant opéré après la IV^e, mais comme *un sujet quadrimuant opéré après la troisième* : la quatrième mue de ces vers à 5 mues n'est donc pas physiologiquement l'homologue de la IV^e des vers à 4 mues mais l'homologue de leur III^e. Il est donc bien logique de l'appeler III^e bis.

Chez le Ver à soie, et dans les conditions où nous l'avons élevé, nous n'avons jamais observé plus de 5 mues. Quand le développement s'étirait beaucoup, après 5 mues, le ver n'avait que des dimensions tout à fait anormales et souvent mourait avant la nymphose.

Enfin, avant de conclure, précisons un point encore : si au lieu d'attendre l'apparition spontanée des vers à 5 mues on cherche à provoquer l'apparition d'une mue surnuméraire en faisant varier les conditions d'élevage comme divers auteurs l'ont fait (voir précédemment § 1, 2, 2°) on constate que l'on peut faire muer 5 fois, seulement des vers traités précocement, aux environs de la III^e mue. Si on agit aux environs de la IV^e mue, aucune mue ne vient s'ajouter ; on peut donc penser, non seulement que la mue supplémentaire est une mue intercalaire, mais *qu'elle ne peut être que cela*.

δ) *Conclusion pratique de cette étude.* — Grâce à une observation méthodique et à quelques mensurations on peut, par un triage précoce à l'issue de la III^e mue, séparer les chenilles d'un même élevage en 3 groupes : Celles qui sûrement ne feront que quatre mues et dont la mue suivante sera la dernière (D. M.).

Celles qui sûrement feront 5 mues et dont la mue suivante ne sera par conséquent qu'une mue III *bis* (fig. 7).

Enfin les cas douteux qui feront peut-être cinq mues.

On conçoit l'importance capitale de ce triage avant une opération qui doit être réalisée sûrement soit après la D. M., soit après l'avant-dernière (III^e), etc.

Avec l'habitude acquise à l'heure actuelle, nous arrivons à prévoir 4 ou 5 mues dès la II^e mue, le diamètre transversal de la tête étant légèrement plus étroit chez les futurs quinquemuants 1,2 ou 1,3 mm. au lieu de 1,4-1,5 mm.

§ 2. — *Galleria mellonella*.

Les faits constatés chez *B. mori* se retrouvent-ils chez d'autres Lépidoptères ?

Quoique moins à fond, nous avons aussi étudié la question chez *Galleria mellonella* : le dénombrement des mues est, chez cette espèce, une besogne très délicate. CHASE (1921) et BORCHERT (1933) sont les seuls auteurs, à notre connaissance, qui l'aient réussi et encore sur un petit nombre de chenilles seulement : 27 pour le second ; une centaine, provenant de pontes différentes, pour le premier. Cette détermination n'est donc guère compatible avec des travaux expérimentaux exigeant des sujets nombreux, ayant tous un « état civil » bien établi.

Pour les opérations projetées, il nous suffisait de connaître les époques des deux ou trois dernières mues larvaires. La mue surnuméraire (une ou deux) existe probablement chez *G. mellonella* : nous l'avons constatée avant même d'en étudier les modalités chez *B. mori*. CHASE a trouvé, non comptées les mues nymphale et imaginale, en majorité 7 ou 8 mues, exceptionnellement et avec doute, 6 ; il ne donne pas de mensuration. BORCHERT a noté, avant la mue nymphale, 7 ou 8 mues, exceptionnellement 9.

Selon nos propres observations, les chenilles normales, quand elles viennent de terminer la dernière mue, ont 17-18 millimètres de long et un crâne de 1 mm. 8 à 2 mm. 1 ; la taille croît désormais rapidement et, au bout de 4 à 5 jours, atteint 27-30 millimètres ; le filage commence peu après (Pl. II, j).

Un certain nombre de chenilles, en fin d'élevage surtout, mesu-

rent seulement, quand elles ont subi la mue qui paraît être la dernière, 16-17 millimètres de long et une largeur crânienne de 1 mm. 6 à 1 mm. 9; l'accroissement lent qui suit cette mue confirme vite l'impression que laissent les mensurations : il reste une mue à faire, la « véritable dernière ». Effectivement, 5 jours après, assez régulièrement, la larve s'abrite dans un tube *ad hoc* pour la subir. Après cette mue elle a 21-22 millimètres et un crâne de 1 mm. 9 à 2 mm. 2 souvent plus large que celui d'une larve normale à la dernière mue. Tout se passe ensuite, sauf pour la taille, comme si la mue supplémentaire était la dernière mue : le dernier âge est à peu près de même durée, bien que la taille maxima soit atteinte souvent un jour plus tôt (27 mm. le 4^e jour), le cocon aussi, est commencé souvent un peu plus tôt, mais le repos en cocon est augmenté du temps dont la bête a réduit sa période d'alimentation.

Ici aussi la constance du dernier âge nous incite à considérer comme mue supplémentaire non pas celle qui se produit quand la taille atteint 22 millimètres, mais celle qui s'effectue à 16-17 mm.

Chez *Galleria*, l'avant-dernière mue normale se produit quatre jours environ avant la dernière : les chenilles ont alors 11-12 millimètres et la mensuration de leur tête, fort petite, 1 mm. 1 à 1 mm. 2, pourrait probablement nous permettre une prévision analogue à celle réalisée chez le Ver à soie à condition d'utiliser un calibre à coulisse avec vernier au vingtième ou au cinquantième de millimètre (Pl. II, *j*).

Nous n'avons pas dirigé de ce côté nos efforts car la chenille de *Galleria*, vu sa petite taille, ne nous permettait pas de pratiquer aux stades précoces les mêmes opérations que chez le Ver à soie.

C'est pourquoi une discussion détaillée des données de CHASE et de BORCHERT sortirait du cadre de ce mémoire. Indiquons néanmoins que la durée très variable des stades dans leurs élevages n'est pas absolument irrégulière : elle semble bien être commandée par les phénomènes que nous avons mis en lumière chez le Ver à soie.

§ 3. — *Cas de Lymantria dispar.*

La question du nombre des mues ne présente pas autant d'intérêt pour nos actuelles expériences ; celles que nous avons réalisées chez cette espèce l'ont été après la dernière mue et seulement chez les femelles, précaution qui donne toute sécurité.

Quand nous l'avons noté : nous avons constaté 4 mues chez les mâles, 5 chez les femelles ; dans ces conditions il n'est pas question comme chez le Ver à soie de mues supplémentaires, le sexe interfère trop avec les autres facteurs pour qu'on puisse comparer le développement en 4 mues d'un ♂ au développement en 5 mues d'une ♀.

La question pourrait, au contraire, se poser lorsque le nombre des mues est variable pour un même sexe, comme c'est le cas d'un certain nombre de races japonaises étudiées par GOLDSCHMIDT (1934) : race Hichinoë : ♂ : 4 mues, ♀ 4 ou 5 mues. Central Japon : ♂ : 4 ou 5 mues, ♀ : 5 mues. La lecture des travaux de GOLDSCHMIDT relatifs à la durée des stades larvaires et du nombre des mues nous a révélé que notre interprétation paraît valable dans ce cas aussi. Autrement dit, quels que soient les facteurs déterminant le nombre des mues : déterminisme initial intrinsèque ou déterminisme extrinsèque, il semble bien que pour un même sexe le développement en 5 mues diffère de celui en 4 par la présence d'une mue intercalaire.

B. — Quelques considérations sur le dernier âge. Époque de la dernière défécation.

Les époques des mues constituent des repères de première importance pour établir l'âge réel des chenilles et les grouper en fonction de cet âge.

Entre la fin d'une mue n et le commencement de la suivante $n + 1$ a-t-on des moyens pratiques de juger de la plus ou moins grande vitesse des développements individuels et de corriger, s'il y a lieu, le classement chronologique effectué à la fin de la mue précédente ? Ce reclassement ne s'impose pas pour des stades qui durent 4 à 8 jours, comme les quatre premiers âges du Ver à soie et de *Lymantria*. Il nous a, au contraire, paru souhaitable au dernier âge qui dure en général deux fois plus que l'avant-dernier et autant ou plus que la période nymphale (si elle ne comporte pas de diapause).

1° *B. mori*. — Quand on suit des vers à soie depuis leur naissance, comme nous l'avons fait, on se rend compte que c'est la durée de ce dernier âge qui dans l'ensemble subit les variations relatives les plus faibles. Mais comme ces variations de 1 à 2 jours en plus ou en moins, sur 18 en moyenne chez le ver à soie, ne peuvent pas être supprimées, nous avons cherché à les prévoir comme nous avons cherché à prévoir le nombre des mues.

En effet, pour des bêtes élevées au même moment dans des conditions semblables, ces variations sont d'origine intrinsèque. Il fallait trouver un test de précocité, un point de repère permettant

de contrôler, en cours du dernier âge, la plus ou moins grande vitesse du développement. La montée n'est pas un test sûr. Certains vers circulent plus de deux jours avant de filer, d'autres filent dès qu'ils cessent définitivement de manger. La fin du filage n'est pas non plus un bon test.

L'acte physiologique qui nous a paru utilisable est la dernière défécation larvaire : le ver à soie vide, en effet, son tube digestif avant de filer ; cette dernière émission excrémentielle, très particulière, est facile à observer, elle est constituée d'une crotte gris rosé (au lieu de vert noir) et d'une goutte de liquide visqueux réfringent ; en séchant, la crotte devient sableuse. Nous avons donc tenu compte de ce repère physiologique pour les expériences effectuées sur les vers ayant commencé à filer.

L'étude d'un grand nombre de vers normaux nous a prouvé que pour un dernier âge de 18 jours la dernière défécation larvaire avait lieu 12 jours après la dernière mue. Bien des anomalies constatées pour l'établissement des périodes critiques relatives à certaines de nos opérations, sont rentrées dans la norme quand nous avons pu retrouver sur des fiches d'élevage, le moment de la dernière défécation. Il est évident que, pour un âge théorique identique de 12 jours après la dernière mue, deux sujets, dont l'un a vidé son tube digestif depuis 12 ou 24 heures et l'autre pas encore, ne sont pas au même état, au même âge physiologique et qu'il n'y aura rien d'étonnant s'ils « répondent » différemment à un même traitement.

2° *Galleria*. — Pour connaître le moment de la dernière évacuation intestinale nous avons fait diverses expériences faciles à imaginer (isolement des chenilles prêtes à filer dans des bocalux propres, isolement des cocons privés de leur gangue, etc.) dont on peut déduire que :

a) *Galleria* continue à excréter pendant le filage.

b) Elle expulse les excréments au fur et à mesure de leur émission par l'ouverture (fig. 4, D et D' et Pl. II, o) ménagée à l'un des pôles du cocon (l'intérieur du cocon étant toujours très propre) et ne les accroche pas à l'extérieur.

c) Le cocon ne porte d'excréments que lorsque, au début du filage, la chenille trouve, à sa portée, ceux préalablement émis par elle ou par ses congénères : elle les coud alors, en chapelet, aux premiers fils de soie qu'elle tisse.

d) Le dernier excrément, émis par la chenille moins de 24 heures avant la flexion céphalique prémonitoire à la mue nymphale, est difficile à distinguer des autres.

3° **Conclusion.** — Ainsi, *Bombyx mori* ne file un cocon — parfaitement clos — que si son tube digestif a été préalablement vidé. *Galleria mellonella*, au contraire, réalise un cocon ouvert permettant l'expulsion des excréments dont son intestin n'est libéré qu'à la fin du filage. Nous aurons l'occasion de montrer les conséquences de ces faits.

CHAPITRE III

INFLUENCE DU JEÛNE

A. — JEÛNE INTERMITTENT.

B. — JEÛNE ABSOLU APRÈS LA DERNIÈRE MUE.

§ 1. — *Bombyx mori*.

α. Histoire des expériences (p. 31). β. Résultats (p. 33).

γ. Conclusion (p. 33).

§ 2. — *Lymantria dispar*.

α. Histoire des expériences (p. 34). β. Résultats (p. 35).

§ 3. — *Galleria mellonella* et comportement des jeûneurs (p. 35).

§ 4. — Conclusion (p. 36).

C. — JEÛNE ABSOLU AVANT LA DERNIÈRE MUE.

§ 1. — *B. mori*.

α. Expériences (p. 36). β. Résultats (p. 38).

γ. Conclusions (p. 39).

§ 2. — *Lymantria dispar* (p. 39).

§ 3. — Comportement des jeûneurs (p. 39).

α. Survie (p. 39).

β. Avenir de ceux qui muent (p. 40).

γ. Sujets réalimentés (p. 41).

D. — CONCLUSION DE L'ÉTUDE DU JEÛNE ABSOLU.

Si la prévision du nombre des mues est nécessaire, pour interpréter correctement des opérations chirurgicales précoces compatibles avec une alimentation suffisante, les conséquences du jeûne sur des sujets non opérés, doivent également être connues pour éviter une interprétation erronée des opérations après lesquelles les sujets ne s'alimentent plus.

A. — Jeûne intermittent.

Le jeûne intermittent, qui aboutit par conséquent à une sous-alimentation permanente, présentait peu d'intérêt pour nos recherches.

D'après les observations que nous avons recueillies et ainsi que

nous l'avons signalé à propos du nombre des mues, ce jeûne entraîne : un allongement considérable de la vie larvaire jusqu'au filage ; souvent un raccourcissement du repos pré-nymphal ; presque toujours un raccourcissement de la vie nymphale.

Chez le Ver à soie, cette sous-alimentation est une cause adjuvante, sinon déterminante, de la mue intercalaire (III^e bis).

Ceci s'oppose aux faits que nous allons constater : Le jeûne absolu, unique avant la dernière mue, n'entraîne pas de mue supplémentaire.

Lymantria que КОРЕЦ (1924) a très soigneusement étudiée à cet égard, sans toutefois parler du nombre des mues, présente bien les réactions que nous venons d'indiquer mais pas de mue supplémentaire selon nos observations.

Galleria se comporte, selon quelques-unes de nos observations, comme le Ver à soie.

B. — Jeûne absolu après la dernière mue.

§ 1. — *Expériences sur Bombyx mori.*

Le jeûne physiologique débute 11 jours après la dernière mue lorsque, cas général, la mue nymphale se produit, 18 jours après cette dernière mue. Puisque l'adulte, chez les Lépidoptères, ne s'alimente pas, ce jeûne est définitif. Peut-il commencer plus précocement sans empêcher la métamorphose, et, dans l'affirmative, quel est l'âge limite, l'âge minimum passé lequel le jeûne n'empêche plus la métamorphose ? Quelques expériences simples permettent de répondre.

α. *Histoire des expériences.*

J45 24-5-37 mise à jeun simultanée de :

(1^o) deux vers âgés de 3 jours (D.M. (1) 21 m.). Elevage 37 C (1).

(2^o) quatre » » 4 » (D. M. 20 m.). Id.

(3^o) trois » » 5 » (D. M. 19 m.). Id.

25-5 bien ; 27-5 id.

(1) Voir liste des abréviations, p. 17.

- 29-5 les deux (1^o) morts (7 j. ap. D. M.), deux (2^o) morts, un assez mal, un bien; les trois (3^o) assez bien « en montée ».
- 31-5 tous morts (12 j. ap. D. M.). Témoins : un cocon le 1^{er} juin (10 j. ap. D. M.), le 7-6, trois Ny dont une pas tout à fait dépouillée (16 j. après D. M.).
- Ainsi l'alimentation est indispensable au moins jusqu'au cinquième jour révolu.
- J32 6-11-37 Mise à jeun de
 (1^o) un 37 M₅a² (1) 8 j. ap. D. M.
 (2^o) deux 37 M₅b² 9 j. »
 (3^o) un 37 M₅b² 10 j. »
 10-11 (3^o) fait d. d., deux (2^o) font d. d. (1) dans la nuit 10-11 (14 j. et demi après D. M.).
 12-11 s. (3^o) file, 13-11 m. (2^o), id. (1^o) ne file pas.
 16-11 m. (3^o) = Ny (20 j. après D. M.).
 17-11 m. (1^o) a fait d. d. petite et file (19 j. après D. M.).
 18-11 (2^o) = Ny (21 j. après D. M.).
 20-11 (1^o) = Ny (23 j. après D. M.).
 30-11 (3^o) = papillon.
- J23 7-7-37 six 37 M₃ m. à j. 6 j. à 6 j. 1/2 ap. D. M.
 14-7 un mort; un « en montée ».
 15-7 un semble vouloir filer.
 17-7 tous morts (16 j. ap. D. M.).
- J24 7-7-37 trois 37 M₃ m. à j. (1) le soir : 7 j. après D. M.
 15-7 un mort; deux « montent ».
 17-7 un cocon. 24-7 en cocon = prénympe. Le dernier assez mal.
 25-7 une nymphe; les autres morts (24 j. ap. D. M.).
- J48 21-6-37 deux 37 M₁ m. à j. 7 j. 1/2 ap. D. M.
 27-6 filent. 30-6 en cocon, pas Ny.
 1-7 une Ny (17 j. 1/2 ap. D. M.).
 2-7 le 2^e = Ny; témoins = Ny le 1-7 matin.
- J20 20-6-37 un 37 M₁ 9 j. 1/2 ap. D. M. (11-6 m.).
 23-6 cherche à filer, circule.
 25-6 cocon mince, 28-6 = prénympe.
 29-6 = Ny (18 j. ap. D. M.).
 14-7 = papillon ♀.
 Témoins = Ny les 28 et 29, papillons 15-7.
 Comme le précédent J₁₉, J₂₁.
- J22 8-7-37 trois 37 M₃ 8 j. 1/2 ap. D. M.
 11-7 tous « en montée », 13-7 un moribond.
 15-7 deux morts, l'autre en cocon.
 17-7 = prénympe.
 18-7 = Ny (18 j. 1/2 après D. M.).
 31-7 = papillon (nymphe courte, 12 j. environ).
 Comme le précédent : J₂₀ bis.

(1) Voir liste des abréviations page 17.

β. Les *résultats* de ces expériences sont résumés sur le graphique (fig. 8).

Sur 70 sujets traités, cinq ou six sont morts précocement et de maladie, et non du fait du jeûne. Pour certains toutefois le jeûne a pu jouer un rôle favorisant.

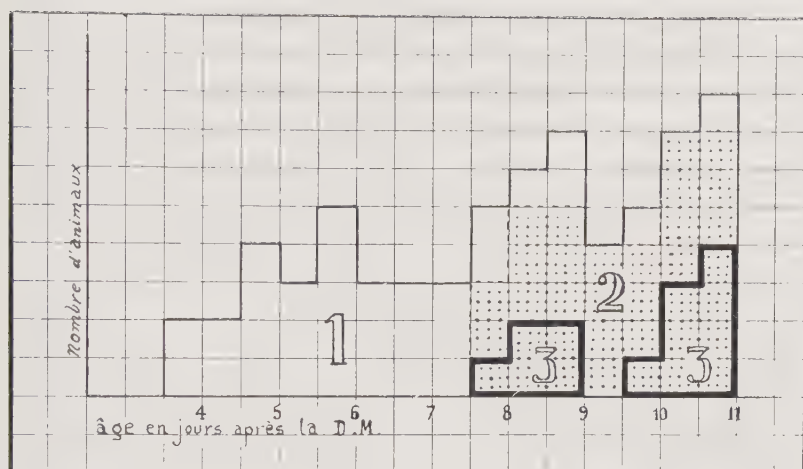


Fig. 8. — Jeûne absolu après la dernière mue (Ver à soie).

Les carrés blancs (zone 1) représentent les sujets morts sans subir la mue nymphale. Les carrés ponctués (zone 2) représentent les sujets ayant subi la mue nymphale. Les carrés ponctués encadrés de noir (zone 3) les sujets ayant atteint l'état d'imago.

			Nombre de Ny obtenues	
Sur 20 m. à j. de	4 à 6 j.	1/2 ap. D. M. (1)	0	
8	»	7 à 8	»	3
13	»	8 à 9	»	10
9	»	9 à 10	»	8
15	»	10 et au-dessus		14

On peut considérer que, dans les deux derniers cas, on a obtenu 100 0 0, les deux échecs pouvant être attribués à des maladies.

γ. En *conclusion* : le dernier âge du Ver à soie se subdivise en trois périodes :

⁽¹⁾ Voir liste des abréviations page 17.

Une période d'alimentation indispensable : 0 à 7 jours après Dernière Mue.

Une période d'alimentation facultative : 7 à 11 j. ap. D. M.

Une période de jeûne physiologique : 11 à 18 j. ap. D. M.

§ 2. — *Lymantria dispar*.

Pour un dernier âge de 15-16 jours les femelles cessent de manger 12 à 13 j. 1/2 après la D. M. La période d'alimentation indispensable a été déterminée comme chez le Ver à soie.

α. Histoire des opérés.

- 21 22-5-37 Mise à jeun simultanément de
 (1^o) deux âgés de 4 j. ap. D. M.
 (2^o) trois » 5 »
 (3^o) deux » 6 »
 (4^o) deux » 7 »
 27-5 les (4^o) sont prénymphe; les (3^o) filent, les autres, rien à signaler.
 28-5 les (4^o) prénymphe à tête fléchie, (3^o) *id*.
 30-5 mat. les (4^o) = Ny (14 j. 1/2 ap. D. M.) les témoins filent seulement.
 Le soir, les (3^o) = Ny (14 j. 1/2 ap. D. M.), (1^o) et (2^o) morts, leurs témoins mangent encore.
 Donc mis à j. du 4 au 6 j. ap. D. M. Nombre de Ny = 0
 » 6 à 7 » » = 2
 » 7 à 8 » » = 2

Chez les ♂ une expérimentation analogue a montré que la période d'alimentation indispensable était de 4 jours pour un dernier âge durant 13 à 14 jours.

- 24 22-5-37 Ponte B. mise à jeun simultanée de :
 (1^o) deux ♂ âgés de 6 à 6 j. 1/2 ap. D. M.
 (2^o) deux » 5 j. »
 (3^o) trois » 4 j. »
 26-5 un (1^o) = prénymphe; l'autre (1^o) s'est échappé et a mangé après 4 jours de jeûne.
 27-5 le (1^o) = Ny, 11 j. à 11 jours 1/2 ap. D. M. avance nette.
 28-5 un (2^o) = prénymphe.
 30-5 le (2^o) = Ny, un autre (2^o) mort et un témoin nymphe (12 j. 1/2 à 13 j. ap. D. M.).
 31-5 un (3^o) file.
 2-6 la (3^o) = Ny; (15 j. ap. D. M.) retard sensible.
 4-6 la (1^o) qui avait repris l'alimentation est nymphe (19 j. ap. D. M.).

3. *Résultats.* — Le rapport : alimentation indispensable/durée d'alimentation normale = 0,36, c'est-à-dire un peu inférieur à celui trouvé chez la ♀ : 0,50.

A remarquer qu'un jeûne tardif (cas 1^o) avance la mue nymphale tandis que le jeûne précoce (cas 3^o), quand il permet la métamorphose, ne la permet que tardivement.

Enfin, la réalimentation retarde plus encore la nymphose : comparer les deux cas (1^o) de 24.

Le jeûne accélère notablement l'arrivée de la mue nymphale, ainsi que l'avait indiqué КОРЕЦ (1924). Mais cette réduction du dernier âge des jeûneurs dont КОРЕЦ avait tiré des conclusions exagérées n'est pas un phénomène général, nous l'avons vu manquer chez le Ver à soie.

2^e 3. — *Cas de Galleria mellonella.* *Comportement des jeûneurs.*

TCHANG (1929) a montré qu'à 32^o la période indispensable d'alimentation s'étend jusqu'à 40 heures après la dernière mue, la période d'alimentation facultative s'étendant de un et demi à 5 jours après la D. M. ; la période de jeûne physiologique, du 5^e au 9^e jours après la dernière mue.

Nous avons vérifié ces résultats. Si la période d'alimentation a été trop brève, la chenille de *Galleria* dépasse parfois la date de la mue nymphale mais conserve l'état larvaire jusqu'à sa mort. A la phase d'activité du début fait suite une phase de sub-immobilité ; la défécation continue : excréments petits, atypiques, finissant par devenir jaune citron. Au fur et à mesure que les réserves disparaissent, le volume du corps se réduit (longueur minimum 10 mm.) ; la chitine qui l'enveloppe ne se résorbe pas mais se plisse et les segments se télescopent : un cadavre frais de ces inanités peut récupérer par étirement longitudinal la longueur du début du traitement (18-20 mm.). Les réactions, aux vibrations communiquées à la table, aux piqures, s'affaiblissent progressivement jusqu'à la mort.

Le Ver à soie et *Lymantria dispar* se comportent de façon semblable : longueur finale : 18-20 millimètres.

§ 4. — *Conclusion.*

Si l'on compare chez les trois espèces la période alimentaire indispensable, à la période alimentaire normale, on remarquera que *Galleria* est celle dont la période indispensable est la fraction la plus courte de la période alimentaire normale : 0,33 ; *Lymantria* vient ensuite : 0,45 et enfin le Ver à soie est le plus gourmand, le moins malléable à ce sujet, avec le rapport 0,63.

Conséquence pratique : pour les opérations entraînant l'impossibilité de l'alimentation, *Galleria* serait l'animal de choix, si sa petite taille, malheureusement, ne limitait les possibilités d'expérimentation.

C. — Jeûne absolu avant la dernière mue.

TCHANG (1929) a montré que les chenilles de *Galleria* mises à jeun avant la D. M. meurent immanquablement, à l'état larvaire, sans muer de nouveau.

Nous avons fait une étude analogue chez *Lymantria dispar* et chez *B. mori*.

§ 1. — *Bombyx mori*.α. *Histoire des expériences.*

J6	15-5-37	37 A.	III ^e mue finie le 13-5 s. Mise à jeun de :
	15-5 m.	(1 ^o) cinq	mis à jeun après 5 repas (36 h. après III ^e mue).
	15-5 s.	(2 ^o) cinq	» 6 » (46 h. après III ^e mue).
	16-5 m.	(3 ^o) cinq	» 8 » (2 j. 1/2 après III ^e mue).
	16-5 s.	(4 ^o) cinq	» 9 » (3 j. »).
	17-5 s.	(5 ^o) cinq	» 13 » (4 j. »).
	21-5	tous les (1 ^o) sont morts (7 j. 1/2 après III ^e mue), trois des dix témoins sont en mue, presque tous les (2 ^o) sont morts.	
	22-5	un seul témoin n'est pas encore en mue mais en imminence.	
	23-5	tous les (4 ^o) sont morts, plusieurs des (5 ^o) <i>id.</i>	
	26-5	il ne reste que deux (5 ^o) vivants, je les fixe (13 j. après la III ^e mue).	

L'avant-dernier âge des témoins a été 7 j. 1/2 au minimum 10 j. au plus ; 8 j. 1/2 à 9 pour la grande majorité.

- J1 12-5-37 s. 37 A. Dix mis à jeun (4 j. après III^e mue).
 15-5 thorax globuleux, les témoins les plus précoces ont même aspect.
 17-5 deux des témoins sont en mue depuis la veille (8 j. ap. III^e mue un jeûneur « pendu » mort).
 18-5 cinq morts enlevés ; la moitié des témoins est en mue.
 19-5 tous sont morts, la plupart « pendus » ; des témoins, seuls quelques retardataires ne sont pas en mue (pour le jeûne les plus beaux sujets avaient été pris).
 Les « pendus » sont bien connus des Educateurs, les vers qui meurent ainsi ont grimpé avant la mort sur des supports, branches, grillages, quand ils meurent ils chavirent tête en bas et restent fixés par les crochets des fausses pattes, surtout f. pattes anales et, par gravité, les organes mobiles et le liquide que contient parfois le tube digestif se rassemblent dans le thorax, tandis que la partie postérieure du corps est vide, aplatie ; souvent une bave trouble sort par la bouche.
- J2 14-5-37 37 A. Six mis à jeun (5 j. 1/2 après III^e mue).
 22-5 des morts (14 j. après III^e mue).
 25-5 le dernier est mort, longue prolongation du stade (17 jours) sans mue nouvelle.
 26-5 tous les témoins étaient en mue.
- J3 15-5-37 37 A. Cinq mis à jeun (6 j. 1/2 après III^e mue).
 17-5 pas de mue, deux témoins en mue.
 18-5 un en mue, pas de mort.
 20-5 le muant a fini, les autres ne muent pas.
 22-5 deux morts (14 j. après la III^e mue).
 24-5 il n'en reste qu'un vivant. 25-5 *id.*
 26-5 le dernier est mort (18 j. après III^e mue).
 Le muat a poursuivi son cycle (voir plus loin).
- J4 20-5-37 37 A. Mise à jeun simultanée de :
 (1^o) Cinq (lot du 13) âgés de 7 j. après la III^e mue.
 (2^o) Cinq (lot du 14) ayant 6 j. après la III^e mue.
 (3^o) Cinq (lot du 15) » 5 j. » .
 (4^o) Trois (lot du 16) » 4 j. » .
 21-5 un (1^o) en mue, nombreux témoins *id.* ; un (2^o) en mue. Un témoin de ce lot en mue (avant-dernier âge 7 jours).
 22-5 deux (1^o) en mue, deux (2^o) *id.* ; 3 ou 4 témoins *id.*
 23-5 un (1^o) a fini, deux restent en mue ; témoins tous en mue ; deux (2^o) ont fini (témoins presque tous en mue).
 24-5 Un autre (1^o) a fini.
 25-5 deux autres (1^o) ont fini ; il reste, les muats étant enlevés, les trois (4^o), les cinq (3^o), trois (2^o) et un (1^o).
 27-5 un (4^o) mort 11 jours après III^e mue, les autres translucides et moribonds.
 30-5 le dernier survivant — un (2^o) — meurt (16 j. après III^e mue).
- J8 . . . cas semblable.

- J9 2-7-37 37 *M₄ Trois mis à jeun (5 jours après III^e mue) lot de queue.
 4-7 Un en mue (7 j. après III^e mue) 5-7 : un mort.
 6-7 Un a fini de muer.
 17-7 Le survivant meurt à l'état larvaire, très réduit (20 j. ap. III^e).

β. Résultats.

Résumons les résultats schématisés d'autre part (fig. 9).

Sur 25 vers m. à j. ⁽¹⁾ âgés de 1 à 4 j. ap. III ^e mue, ont mué : 0					
» 18	»	» 4 à 5 j.	»	»	: 0 + 3 l. s. ⁽¹⁾
» 19	»	» 5 à 6 j.	»	»	: 5 + 10 l. s.
» 20	»	» 6 à 7 j.	»	»	: 11 + 5 l. s.
» 6	»	» 7 à 7 j. 1/2	»	»	: 5 + 1 l. s.

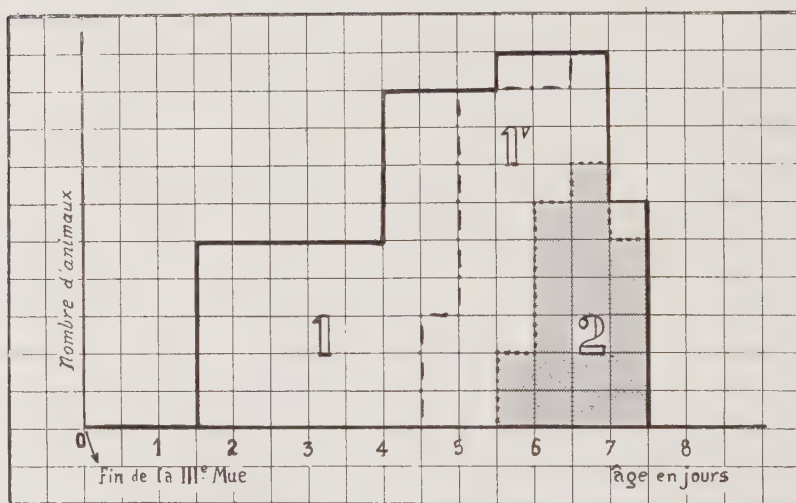


Fig. 9. — Jeûne absolu avant la dernière mue (Ver à soie).

Les carrés blancs représentent les sujets morts sans muer (zone 1 et 1'). La zone 1' représente les sujets ayant survécu longtemps. Les carrés gris représentent les sujets ayant mué (le carré portant le chiffre 2 devrait être gris comme ceux qui l'entourent).

Si dans l'avant-dernier groupe, la proportion des mues n'est pas plus forte, cela dépend du comportement différent des sujets des deux expériences J₃ et J₄. Dans le lot J₃ le développement est en retard, retard impossible à évaluer et à faire entrer en ligne.

⁽¹⁾ Voir la liste des abréviations, p. 17.

En tenant compte de l'âge réel d'après le développement de la majorité des témoins, on pourrait grouper ainsi les résultats précédents.

Sur 19 vers m. à j. âgés de 5 à 6 j. ap. III^e mue, ont mué : 2.
 20 » » 6 à 7 j. » » : 14.

γ. On peut donc *conclure* que dans les conditions d'élevage que nous avons considérées comme normales, c'est-à-dire lorsque l'avant-dernier âge dure 7 j. 1/2 à 8 j. (depuis la fin de la III^e mue jusqu'aux premiers signes manifestes du début de la IV^e : début d'apparition du triangle brun nuchal post-céphalique), ce stade se subdivise en :

1^o Une période d'alimentation indispensable jusqu'à la fin du 5^e jour ;

2^o une période d'alimentation facultative : 5^e et 6^e jour ;

3^o une période de jeûne physiologique 7 ou 7 1/2 à 7 1/2 ou 8.

Le jeûne physiologique est donc minime et la période d'alimentation indispensable est 5,5/7,5 à 6/8, soit 0,73 à 0,75 de ce stade, et 0,7 env. de la période d'alimentation normale (indispensable + facultative).

§ 2. — *Lymantria dispar* (♀).

311 22-6-37 Ponte 37 B. Mise à jeun simultanée de :

(1^o) Trois chenilles âgées de 6 j. à 6 j. 1/2 (IV^e mue 16 mat.).

(2^o) Deux » 5 j. après IV^e mue (lot du 17 soir).

(3^o) Trois » 4 j. » (lot du 18).

25-6 un (1^o) mue, témoins aussi (9 j. après IV^e mue) ; pas de (2^o) et de (3^o) muant.

26-6 Pas de nouveaux muants, un témoin (2^o) mue (9 j. ap. IV^e).

28-6 Id.

Par conséquent, dans un avant-dernier âge de femelle normal de 9 j., 6 à 7 j. d'alimentation sont nécessaires. Le jeûne, quand il permet une mue ultérieure, ne la rend pas sensiblement plus précoce.

§ 3. — *Comportement ultérieur des jeûneurs.*

α. *Survie.* — Ceux qui ne muent pas vivent parfois très longtemps : chez un Ver à soie dont la durée alimentaire n'a été que les

$\frac{4}{5}$ ou $\frac{5}{7}$ de la normale on constate un étirement du stade pouvant aller jusqu'à 20 jours au lieu de 8 (cas J_9).

Les survies de 10 jours, et plus, sont fréquentes après une mise à jeun le 5^e ou le 6^e jour (expériences J_2 , J_3 , J_4 , J_6).

Chez *Lymantria* cette question n'a pas été étudiée.

Si nous comparons cette constatation et celles faites au dernier âge, nous voyons que, pour des durées relatives d'alimentation analogues, les survies sont beaucoup moins longues au dernier âge. Ce qui peut trouver son explication dans la comparaison des proportions ci-dessus (γ) et de celles de B, § 4.

La limite d'efficacité du jeûne ⁽¹⁾ étant plus tardive à l'avant-dernier âge, les sujets traités peu avant cette limite ont acquis des réserves proportionnellement plus grandes que dans le cas du dernier âge. On peut aussi penser que l'accroissement — en taille et en poids — étant très grand au dernier âge, le déficit de nourriture des jeûneurs a des conséquences plus graves au dernier âge qu'à l'avant-dernier.

β. *Avenir de ceux qui muent.* — Examinons leur histoire :

Un Ver à soie J_3 qui a mué le 20-5 m. à peu près dans les délais des témoins, a une tête nouvelle de diamètre transversal 3 mm. 4 (témoins 3,6-3,8 mm.) le 31-5, 11 jours après sa dernière mue, il file; taille sub-normale 70 mm. Le 3-6, 14 jours après D. M. = Nymphe.

Ainsi le jeûne léger qu'il a subi n'a pas allongé l'avant-dernier âge ni la durée (2 jours) de la mue (D. M.) qu'il lui restait à faire pour accomplir cet âge, ni la durée du dernier âge qui est au contraire relativement très court (temps très chaud).

J_4 Six vers ont mué malgré un déficit alimentaire de 1 à 2 jours.

25-5 des trois premiers ayant mué, un est mort, malingre, le (1^o) du 24-5 est a. b., les deux (1^o) qui ont mué les derniers (25) sont moribonds le 27.

Le 4-6 : les deux (2^o) sont morts, de maladie très probablement, flasques, jaunâtres (polyédrie?). Seul subsiste le (1^o) ayant mué le 24, il est petit, il cherche à monter 11 j. après D. M. — Le 6-6 il est mort 13 j. après D. M.

Ainsi, le jeûne a finalement des conséquences funestes.

J_7 Huit vers ont mué les 14 et 15-6 malgré un déficit alimentaire de 1 à 1 j. 1/2. — 28-6 deux morts, deux petits mourants, deux a. b., un beau, un en cocon 14 jours après D. M. Ny ultérieurement.

Malgré une alimentation ultérieure abondante, des soins attentifs, une grosse mortalité semble apparaître d'autant plus rapide-

(1) Défini comme nous l'avons vu 1^{re} partie, § 1 : l'âge le plus précoce de mise en traitement compatible avec une destinée d'apparence normale.

ment que les sujets ont subi un jeûne plus important et que la D. M., sans être supprimée, a été retardée.

γ. *Sujets réalimentés.* — De nombreuses expériences d'inanition et de réalimentation ont été réalisées chez les Diptères dans un tout autre but, par G. COUSIN (1926-1932) qui n'envisage pas les variations des époques et du nombre des mues.

Les quelques observations personnelles ci-dessous semblent montrer que les chenilles de Lépidoptères acceptent moins facilement que les larves de Diptères les modifications qualitatives ou quantitatives de la nourriture.

L'expérience J₂ a comporté une variante J_{(2)'} de celle déjà indiquée :

- J(2') 14-5-37 37 A. Quatre vers mis à jeun 5 jours après III^e mue.
 20-5 Pas encore en mue (11 j. après la III^e mue); on les réalimente alors; 24-5 ils sont bien mais ne muent pas.
 25-5 Un est en mue avec neuf jours de retard: l'avant-dernier âge a donc été doublé; pour compenser les deux jours de jeûne qu'il a subis avant la date prévue pour sa dernière mue, il lui a fallu 4 jours d'alimentation normale. En fait, il lui a fallu compenser la déperdition des réserves qui s'est produite non seulement pendant les deux jours de jeûne, mais pendant les 4 jours qui ont suivi.
 26-5 il a fini, les trois autres sont en mue.
 28-5 ils ont tous mué mais leur taille est réduite, surtout pour les derniers (36 mm., 38 mm., 39 mm.).
 3-6 Il n'en reste qu'un vivant, beau (65 mm.) il est au 7^e jour.
 6-6 Il file (10-11^e jour après D. M.). — 10-6 = Ny.

Ainsi la réalimentation ne permet que difficilement, et avec un grand retard, de remédier au jeûne de deux jours environ et de terminer le cycle par la métamorphose.

Ces constatations permettront d'interpréter avec plus d'indulgence les résultats éloignés d'opérations entraînant une réduction temporaire, ou même une suppression de l'alimentation. Même quand la déficience alimentaire n'empêche pas la mue ou la métamorphose, la suite du développement est nettement compromise et l'on doit prévoir un pourcentage réduit d'insectes parfaits.

C. — Conclusion.

Le tableau ci-contre permet d'effectuer une comparaison rapide. Le graphique (fig. 10) présente sous une autre forme les résultats de l'étude du jeûne absolu.

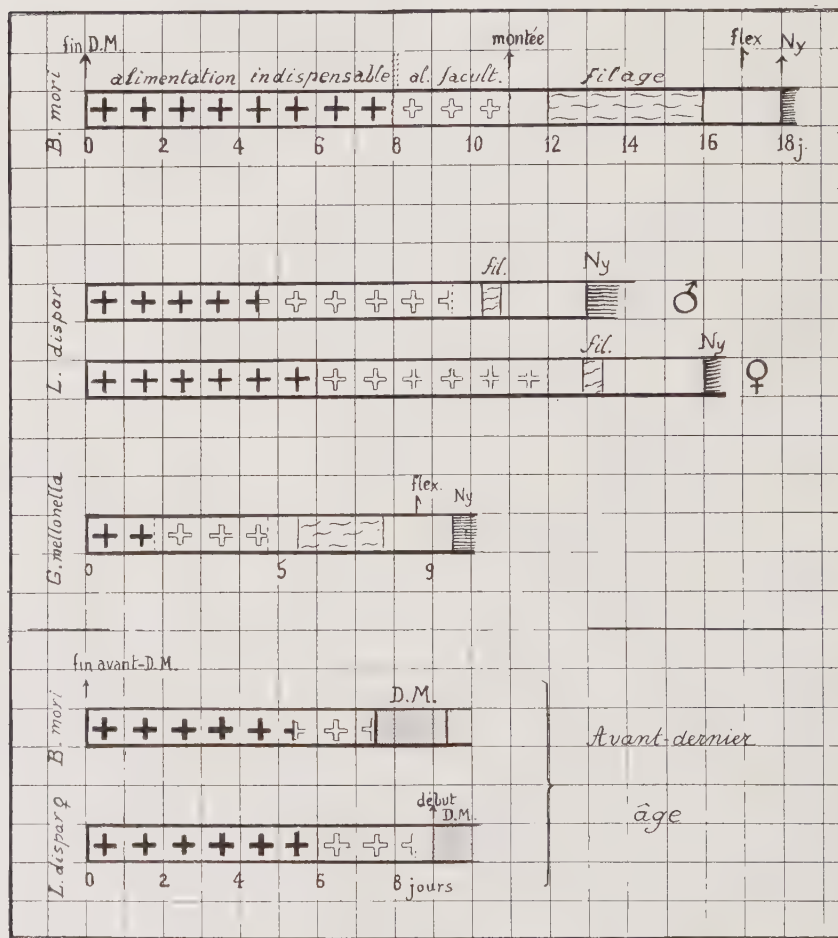


Fig. 10. — Alimentation indispensable et alimentation facultative. Comparaison chez différentes espèces, au dernier âge (en haut) et à l'avant-dernier (en bas).

Valeur du rapport : $\frac{\text{période d'alimentation indispensable}}{\text{période d'alimentation normale (ramenée à 10)}}$

	Avant-dernier âge	Dernier âge
<i>Bombyx mori</i>	0,7	0,63
<i>Lymantria dispar</i>	♂ ♀ 0,68 à 0,7	0,35 à 0,4 0,45 à 0,5
<i>Galleria mellonella</i>		0,31 à 0,33

Pour les deux premières espèces on voit qu'une même durée relative de jeûne, qui n'empêche pas la nymphose, supprime la mue. Les chenilles ont besoin de manger à l'avant-dernier âge proportionnellement plus qu'au dernier âge pour effectuer la mue suivante : IV^e mue dans le premier cas, mue nymphale dans le second.

CHAPITRE IV

LIGATURES DE CHENILLES

A. — HISTORIQUE. — 1° BATAILLON (p. 45); 2° CONTE et VANEY, 3° KOPEC, 4° GADEAU DE KERVILLE (p. 46); 5° ROSA SACCHI, 6° FRAENKEL, 7° BODENSTEIN (p. 47); 8° KÜHN et PIEPHO.

B. — RECHERCHES PERSONNELLES.

§ 1. — *Technique* (p. 48).

§ 2. — *Organisation des expériences chez Bombyx mori*.

α) Histoire des opérés (p. 50).

1° en période d'alimentation indispensable : la survie (p. 50);

2° en période d'alimentation facultative (p. 52):

a) ligature post-céphalique; b) ligature post-prothoracique;
c) ligature post-mésothoracique.

3° Au début du filage (p. 54).

4° Pendant la 2^e période du filage. Obtention de demi-Ny (p. 55).

5° En période de repos après filage (p. 57).

β) Résultats immédiats et discussion (facteur nymphogène).

1° Suppression de la tête; Ny acéphales (p. 58).

2° Suppression (Tête + Thorax) (p. 58).

3° Les demi-nymphes. a) Conditions d'obtention (p. 59);
b) Aspect (p. 61); c) Particularités (p. 62); d) Obstacles à
leur formation (Intestin) (p. 63).

γ) Résultats lointains. Développement imaginal possible dans certains fragments de Nymphes (p. 64).

1° Nymphes et imagos acéphales (p. 65).

2° Nymphes et imagos apyges (p. 65).

δ) Conclusion du § 2 (p. 68).

§ 3. — *Ligatures chez Galleria mellonella*. Résultats.

1° Limite de précocité tardive pour obtention de Nymphes acéphales (p. 68).

2° Obtention de demi-nymphes (p. 69).

3° Fragments d'imagos (p. 69).

4° Nymphoses locales (p. 70).

C. — CONCLUSION GÉNÉRALE DE L'ÉTUDE DES LIGATURES (p. 70).

La ligature est une méthode expérimentale simple permettant d'isoler une ou plusieurs parties d'un animal du reste de son corps

sans qu'il y ait solution de continuité tégumentaire. Elle permet d'apprécier le potentiel de métamorphose d'une région particulière, et son degré d'indépendance. Elle consiste à étrangler le corps, en serrant au maximum autour de lui, au point choisi, une boucle nouée d'un fil résistant. Ce premier nœud est immobilisé par un deuxième.

A. — Historique.

Une technique aussi élémentaire a tenté les auteurs depuis longtemps ; nous n'en avons pas recherché l'initiateur. Nous allons faire le point des résultats des recherches de nos devanciers.

1° BATAILLON (vers 1893) fit des ligatures de vers à soie pour modifier le sens de la circulation dans le vaisseau dorsal : il a obtenu des demi-chrysalides.

2° CONTE et VANEY (1911) séparent, par ligature, la tête du reste du corps de chenilles au maximum de taille (*Bombyx mori*, *Chelonia caja*, *Lymantria dispar*). Ils obtiennent des chrysalides (nombre non précisé) ; seules, celles de *Lymantria* donnent des papillons (en nombre non indiqué).

Ils ont obtenu également, comme conséquence d'une ligature passant par la région moyenne du corps (espèce non précisée) « dans quelques cas des héli-chrysalides », nymphes en avant ; larves en arrière qui ne vécurent pas longtemps.

3° KOPEČ (1922) ne consacre à cette question, et tout à fait incidemment, qu'un paragraphe de 16 lignes dans son mémoire « Studies on the necessity of the brain », p. 328.

Il dit à peu près littéralement « ayant fait des ligatures avec une forte soie autour du corps de chenilles de *Lymantria* à des endroits choisis *ad libitum* (sic) et ayant fait une section entre les ligatures, nous pouvons obtenir deux parties séparées toutes deux capables de vivre.

Par exemple, dans une série d'expériences, les chenilles furent opérées le 7^e jour après D. M. ; 7 à 8 jours après l'opération, la partie antérieure (tête + quelques segments) était pupe. Des quantités plus ou moins grandes de segments postérieurs, dépourvus de cérébroïdes, ne moururent que 35 jours après l'opération mais lors de la mort, ils ne montraient aucune trace de processus

d'histolyse. Quand des chenilles un peu plus âgées étaient opérées, les deux parties subissaient la pupaison en temps normal. »

Nous aurions aimé savoir le nombre d'expériences réalisées, les emplacements exacts des sections pratiquées et d'autres données importantes susceptibles de justifier l'emploi de l'expression « *ad libitum* ».

4° GADEAU DE KERVILLE (1926 à 1927) a réalisé des décapitations après ligatures chez *Bombyx mori* et *Vanessa urticae*.

Une première série de 200 vers environ (1923) a fourni : 2 nymphes acéphales (et un papillon normal par ligature tardive inefficace) ; au moment de la ligature, certains vers n'avaient pas encore filé tandis que d'autres étaient immobiles dans leur cocon mais l'auteur ne précise pas à quelle catégorie appartenaient ceux qui donnèrent les nymphes.

2^e série (1924) :

60 chenilles de Vanesse ligaturées au moment de la suspension ou déjà suspendues : 2/3 donnent des nymphes et un papillon.

150 vers à soie donnent 59 nymphes acéphales et 5 papillons dont deux, spontanément dégagés, pondent.

5° ROSA SACCHI (1926), dont l'expérimentation plus méthodique n'est pas citée par les expérimentateurs ultérieurs, a utilisé 261 spécimens de deux hybrides et d'une race indigène de *Bombyx mori* : ils ont été ligaturés derrière la tête — avec ou sans décapitation consécutive — ou après le thorax, à deux âges différents : à la « montée » et le 3^e jour après le début du filage.

Aucun des individus ligaturés avant le filage (« montée ») ne devint papillon, mais un certain nombre moururent à l'état de nymphe acéphale ou de demi-nymphe, beaucoup d'autres, après une longue survie, à l'état larvaire. Neuf sujets, décapités le 3^e jour après le début du filage, devinrent des imago dont trois vécurent quelques jours, les autres étant morts sans pouvoir se dégager de l'exuvie nymphale. Quant aux sujets ligaturés entre thorax et abdomen, leur partie antérieure, conservant toujours (*sic*) les caractères larvaires, ne survécut que très peu de jours et se momifia ; « en revanche, leur partie postérieure acquit la forme nymphale, de sorte qu'en enlevant avec deux aiguilles la dépouille on pouvait voir un abdomen de nymphe. »

6° FRÉNKEL (1935) a ajouté à ces données assez disparates une documentation importante et méthodique.

Son matériel, la larve de la mouche à viande (*Calliphora erythrocephala*) présente des avantages : système nerveux condensé dans la région sub-médiane (6^e anneau), stigmates peu nombreux et situés uniquement aux extrémités.

En revanche, cette larve n'abandonne pas l'exuvie larvaire au moment de la mue nymphale et le critère de la pupaison est, pour l'auteur, le durcissement et le brunissement des téguments de la larve pendant que se constitue le puparium, la pupe réelle n'étant formée généralement que le 2^e jour après ce phénomène.

De quelques centaines d'expériences FRÆNKEL conclut que : la pupaison dans la partie postérieure est commandée par quelque facteur dont l'origine est la masse nerveuse ou son environnement.

Environ 16 heures avant la pupaison, cette induction est déjà accomplie. En effet, une partie séparée alors de cette source de l'induction est capable de puper.

Si la ligature est faite plus de 16 heures avant la pupaison, le facteur ne peut atteindre la partie postérieure ; la partie antérieure se nymphose, si elle vit assez longtemps, ce qui se produit même 3 jours après la ligature. Mais généralement, la partie antérieure, si elle ne se nymphose pas, périt après quelques jours, tandis que la partie postérieure reste vivante pendant un assez long temps. La partie postérieure seule a subi le brunissement (pupaison apparente) dans quelques cas où la ligature fut posée moins de 10 heures avant la pupaison : un facteur inconnu a inhibé le brunissement du fragment antérieur, vraisemblablement le manque d'oxygène dans la région antérieure dont les stigmates sont beaucoup moins gros. FRÆNKEL a fait une étude assez démonstrative à ce sujet.

7° BODENSTEIN (1936) incidemment, indique, Ergebnisse der Biologie, p. 222 ..., des essais personnels sur des larves de *Drosophila*.

La ligature (place non précisée) des larves n'ayant pas encore quitté la nourriture pour monter sur les parois des vases d'élevage, ne fournit jamais de nymphe en arrière de la ligature. Plus tardive, elle permet la nymphose de part et d'autre du fil ⁽¹⁾.

8° KÜHN et PIEPHO (1936 et 1938), en plus d'expériences d'écérébration dont nous parlerons dans un chapitre ultérieur, ont ligaturé

(1) Le mémoire détaillé vient de paraître (1938-4) : il n'apporte pas de fait nouveau décisif ; même dans les cas les plus favorables, les disques imaginaux ne se dévagent pas et l'opéré atteint tout au plus le stade prépupal.

environ 300 chenilles d'*Ephestia kühniella* Z. à différents niveaux (de la tête au 6^e segment abdominal) et à différentes époques. Celles-ci seraient assez voisines car elles correspondent aux étapes successives du déplacement, visible grâce à la transparence de la chitine cranienne, du pigment ocellaire hors des lentilles chitineuses stemmatiques.

Les résultats obtenus sont analogues à ceux des prédécesseurs : pas de nymphe, demi-nymphe, ou nymphe dans les deux fragments, suivant la précocité de la ligature.

B. — Recherches personnelles.

§ 1. — Technique.

Les chenilles n'étaient pas endormies, sauf quelques *Galleria* récalcitrantes, pour les ligatures difficiles à placer, comme celles postérieures au prothorax.

Le fil employé fut tantôt du coton mercerisé, tantôt de la soie. Nous disposions des mêmes 7 couleurs (une par jour de la semaine) employées pour le marquage des vers lors des mues.

La chenille était poussée dans la boucle, nouée lâche, jusqu'au point voulu ; après serrage les extrémités du fil étaient retaillées soit égales et courtes (1/2 cm.), soit égales et longues (1 cm. 1/2), soit inégales, ce qui permettait de distinguer trois animaux différents. Un nœud à l'extrémité d'un des fils augmentait le nombre des sujets pouvant être groupés sans confusion possible. Bien entendu, à couleur et forme de fil semblables, une ligature post-céphalique ne peut se confondre avec une ligature post-thoracique.

Pour que l'isolement des parties liées soit absolument sûr, il vaut mieux pratiquer 2 ligatures rapprochées et sectionner au ciseau entre les deux ; ce procédé, que nous avons surtout employé dans les cas difficiles à interpréter, demande plus de temps et surtout exige une séparation des couples de fragments appartenant à un même sujet, ou bien, un marquage très soigné.

§ 2. — Organisation des expériences.

Les résultats contradictoires de quelques ligatures faites chez *Galleria*, selon KOPEC *ad libitum*, nous ont poussé à entreprendre une étude systématique de l'effet des ligatures, chez le ver à soie, en fonction de leur position et de l'âge du sujet.

En ce qui concerne la position, nous placions les ligatures dans les limites inter-segmentaires c'est-à-dire soit après la tête, soit

après le prothorax, soit après le mésothorax et ainsi de suite, soit enfin entre les segments Abd. 7 et 8 (en tout 11 cas possibles).

En ce qui concerne l'âge : dans chacun des 11 cas précédents, la ligature la plus précoce peut être faite un jour après la D. M., la plus tardive 16 jours après la D. M. quand les signes prémonitoires de la nymphose apparaissent. En somme 16 époques différentes qui, en se combinant aux 11 positions précédentes, constituent 176 possibilités différentes. Si l'on veut, pour diminuer l'influence individuelle, utiliser 10 sujets, ce qui est modeste, pour chaque possibilité, il faut 1.760 chenilles.

Cette expérimentation ne peut s'effectuer avec un élevage provenant d'une ponte unique (250-300 œufs au maximum). Avec des mélanges de pontes élevées dans les mêmes conditions les lots à la D. M. s'échelonnant sur 7 à 8 jours et non sur 15 ou 16 : chaque lot devrait donc servir pour deux âges d'expérience différents et comprendre par conséquent un grand nombre de sujets : au moins 300 ($11 \times 10 \times 2$ plus des témoins). Or pour avoir 300 sujets très semblables ayant subi la D. M. le même jour, il faudrait des élevages de plusieurs milliers de vers dont le seul entretien exige les soins de plusieurs personnes.

Supposons qu'on puisse disposer de tels élevages : un expérimentateur expéditif, consacrant environ 6 à 10 minutes pour exécuter une ligature correcte et consigner les quelques renseignements indispensables sur la fiche d'opération, opérerait — en huit heures de travail continu — 40 à 50 sujets par jour. C'est une équipe de 5 à 6 expérimentateurs travaillant à la même cadence pendant une semaine qui serait nécessaire pour remplir les cases du grand échiquier représentant les 176 possibilités de ligatures de chenilles !

Ces quelques aperçus montrent à quelles difficultés matérielles peut se heurter l'exécution méthodique d'un travail dans lequel la technique opératoire est pourtant d'une extrême facilité. On pardonnera donc à ceux de nos prédécesseurs qui, pressés de publier, n'ont basé leurs conclusions que sur une ou deux centaines, voire dizaines, de ligatures ou n'ont abordé le problème que dans des cas très particuliers, décapitation surtout.

Et l'on ne s'étonnera point que, travaillant seul, en menant simultanément d'autres types d'expériences, nous ayons dû poursuivre nos travaux pendant deux ans et demi, sur 5 ou 6 élevages différents, pour apporter une documentation d'un millier de cas environ.

α. Histoire des opérés

Nous ne citerons que nos expériences les plus caractéristiques.

Précisons tout d'abord qu'après des expériences d'exploration réalisées en petit nombre (2 à 4) dans la moitié environ des 176 cases de l'échiquier, nous avons porté notre effort sur les cas où les résultats étaient variables pour déterminer les causes de cette variabilité de sorte que finalement 116 — soit les 2/3 — des cases ont été remplies, les cases vides se trouvant intercalées entre d'autres occupées par des expériences à résultat constant, mort rapide inéluctable, par exemple. Au contraire, quand l'importance des phénomènes observés l'exigeait, les casiers étaient chargés à 13 ou 14 sujets.

1^{er} Cas. — Ligatures précoces pratiquées en période d'alimentation indispensable de 0 à 7-8 jours après la D. M. (voir chapitre jeûne et fig. 11) zone ABIJ.

Quelle que soit la position, la chenille meurt sans subir de transformation apparente.

- L32** 9-6-36 Quatre 36 M₁ 4 j. ap. D. M. ⁽¹⁾ Abd. 1/2 ⁽¹⁾.
 13-6 moribonds, parties ant. noires, part. post. parfois noires, parfois grises ; amputation des parties antérieures.
 15-6 le dernier est mort, gris (10 j. ap. D. M.) survie 6 j.
- L143** 14-9-36 Trois 36 M₁ 4 j. — dont un à jeun — ap. D. M. Abd. 5/6.
 16-9 t. b.
 18-9 un, peu vigoureux.
 19-9 (9 j. après D. M.) un mort, gris noir en avant, sec en arrière de la ligature.
 En somme, 24 heures de jeûne préalable retardent l'apparition et atténuent l'ampleur des phénomènes de putréfaction dans l'intestin moyen en occlusion.
 20-9 deux moribonds.
 22-9 le dernier, mort, noir en avant, sec en arrière. Survie 7-8 j.
- L13** 2-6-36 Quatre 36 M₃ *bis* 6 j. ap. D. M. Th. 1/2.
 7-6 t. b.
 9-6 *id.* 11-6 trois b., un mort ratatiné.
 13-6 deux encore grands, un réduit.
 15-6 le raccourci se plisse, un grand *expulse sa d. d.* (19 j. ap. D. M.).
 17-6 un mort, les deux grands vivent.
 20-6 tous morts sans se nymphoser, survie 18 j. environ.

⁽¹⁾ Voir liste des abréviations, p. 17.

- L104 5-9-37 Trois 36 M. 3 j. ap. D. M. T/Th.
 7-9 t. b. — 13-9 un mort (11 j. ap. D. M.).
 16-9 un mort (14 j. ap. D. M.).
 22-9 le dernier meurt (20 j. ap. D. M.) survie 17 jours.

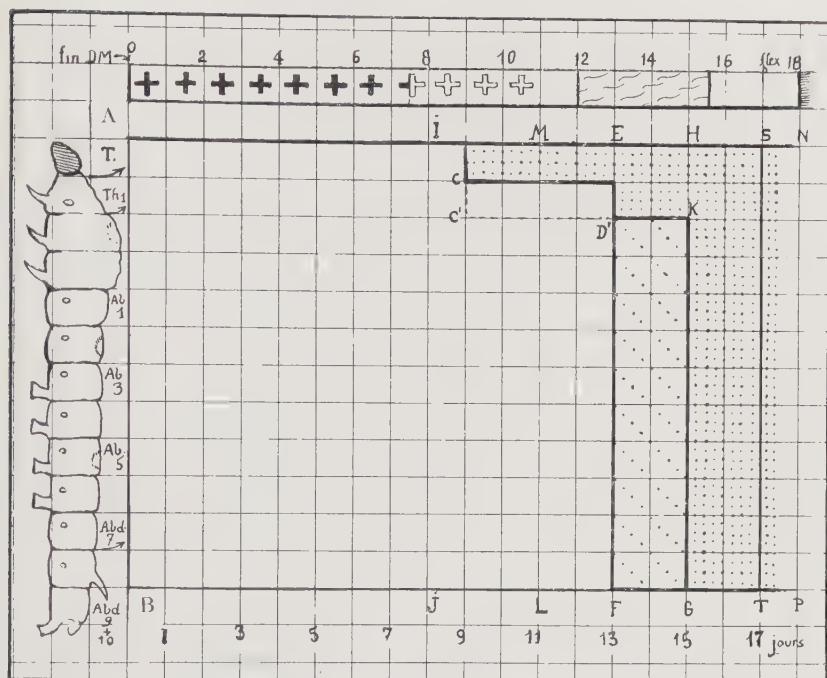


Fig. 11. — Ligatures chez le Ver à soie (Résultat).

En abscisses : âge du sujet (en j. ap. D. M.) au moment de la ligature. En ordonnées : emplacement de la ligature : on détermine l'emplacement correspondant à un carré (cas donné) en suivant l'horizontale de son côté *inférieur* jusqu'au dessin de la chenille. — L'ornementation d'un carré indique la destinée des sujets correspondant à ce cas : carré blanc : mort sans nymphose ; carré à ponctuation clairsemée : demi-nymphose (nymphose uniquement dans part. ant.) ; rarement Ny en avant et en arrière, rarement mort sans Ny ; carré à ponctuation serrée = Ny de part et d'autre de la ligature dans plus de 9 cas sur 10.

On a placé en haut la représentation adoptée des différentes périodes du dernier âge (alimentation, filage, etc...).

Ces quelques résultats sont concordants : la métamorphose n'a pas lieu, bien que parfois la survie soit telle que le sujet atteigne, voire dépasse, l'âge normal de la nymphose.

La survie. — Elle varie suivant :

- a) la nature du fragment considéré (antérieur ou postérieur) car chaque opéré constitue en fait deux sujets indépendants ;
- b) suivant l'âge du sujet lors de l'opération ;
- c) suivant l'emplacement de la ligature.

a) Les fragments antérieurs quand ils comprennent peu de segments (Tête, Th 1, Th 2), se dessèchent et ne vivent guère plus de deux ou trois jours. Quand ils comportent plus que le thorax, ils meurent vite car le contenu intestinal, bloqué par la ligature, fermenté et entraîne leur putréfaction (fig. 12).

Les fragments complémentaires des précédents, c'est-à-dire comportant de Th 2 ou Th 3 jusqu'à l'extrémité postérieure présentent, au contraire, de très grandes survies. Quelques ligaturés continuent à déféquer, mais le plus souvent, seuls les excréments préformés dans l'intestin postérieur sont évacués ; de nouveaux ne se forment guère et la stase du contenu intestinal existe souvent également dans le fragment postérieur. Si la putréfaction n'est pas aussi rapidement envahissante que dans le fragment antérieur, cela dépend peut-être de la possibilité d'évacuations gazeuses (vapeur d'eau ?) par l'anus. C'est donc la survie du fragment postérieur que l'on envisage dans les deux paragraphes suivants :

b) Variations en fonction de l'âge.

La survie est très faible : 2 à 4 jours pour les sujets opérés dans les deux premiers jours après la D. M. ; passé cet âge, elle augmente un peu avec l'âge pour les ligatures antérieures peu ou pas pour les ligatures postérieures. En effet, chez celles-ci, les réserves de plus en plus importantes acquises lors de la ligature ne servent pas à l'opéré : l'infection l'emporte dans des délais sub-constants : 5 à 7 jours.

c) Au contraire, l'emplacement de la ligature, passé le 3^e jour, commande nettement la survie qui, après les ligatures T/Th ou Th 1/Th 2, bondit à 8-10 jours et pourra atteindre 13-18 jours pour les ligatures effectuées 5 à 6 j. après la D. M. Les ligatures plus postérieures ne permettent que des survies de 5 à 8 jours.

2^e Cas. — Ligatures pendant la période d'alimentation facultative. — Zone n° 2 IJLM (fig. 11).

Résultats différents suivant l'emplacement de la ligature :

- a) La ligature post-céphalique permet la nymphose.

b) La ligature postérieure au prothorax (Th 1) donne des résultats douteux.

c) Les ligatures postérieures au mésothorax à (Th 2) l'empêchent.

a) *Ligatures post-céphaliques.*

- L286 19-7-37 Deux 37 M₄ 8 à 9 j. ap. D. M.
 22-7 t. b., — le 25 le thorax devient gonflé, translucide.
 28-7 une Ny non dépouillée et une prénympe (18 j. ap. D. M.).
 2-8 fixées.
- L8 1-6-36 Deux 36 M₃ 9 j. 1/2 ap. D. M. T/Th.
 7-6 (16 j. ap. D. M.) aspect translucide chamois; un, *expulse sa d. d.* à la suite de laquelle vient un filament visqueux, l'autre boudiné, prénympe.
 9-6 deux prénymphes, une surtout, réduite, a déjà des mouvements de fouet, de nymphe. — 11-6 mortes, même état.
- L117 7-9-36 Deux 36 M_{1b}² 10 j. 1/2 ap. D. M. T/Th.
 9-9 t. b. ont fait d. d.
 11-9 dodus, avec vaisseau dorsal violet. 13-9 *id.*
 14-9 (17 j. ap.; D. M.) mouvements de nymphe.
 16-9 peau plissée; j'en aide un à se délivrer. Le 20 il est mort à l'état de nymphe.
Résultats. — Sur 31 sujets décapités de 8 à 11 jours après D. M., ont été obtenues : 10 nymphes (dans les séries L₂ L₂₈₅, L₂₈₆, L₂₅₁, L₁₁₇, L₁₈) et 2 prénymphes (L₈).

b) *Ligatures postérieures au prothorax.*

- L14 2-6-36 Quatre 36 M₃* 9 j. ap. D. M. Th 1/2.
 Ligature correcte, en arrière du stigmate prothoracique.
 7-6 (13 à 14 j. ap. D. M.) deviennent ambrés. — 9-6 a. b.
 11-6 Un mort, un raccourci, les autres a. b.
 15-6 les trois survivants vivent, raccourcis.
 22-6 un mort, deux vivent; le 24-6 : se dessèchent lentement.
 27-6 *id.* avec mouvements de fouet comme les nymphes. J'en dissèque un : pas de peau nymphale nette sous la peau larvaire. Je fixe l'autre 34 j. ap. D. M. (Survie + de 25 jours).
- L288 22-7-37 Deux 37 M₄ 10 j. 1/2 ap. D. M. Th 1/Th 2.
 25-7 bien, 28-7 *id.*, un devient chamois.
 2-8 un nymphoïde; le 4-8 en décollant la peau larvaire qui est mince, je trouve une nymphe à ailes rudimentaires (23 j. ap. D. M.).
 15-8 l'autre a été fixé réagissant encore, un peu plus d'un mois après la D. M.
- L19 6-6-36 Trois 36 M₁ 3 bis 10 j. ap. D. M. Th 1/Th 2.
 7-6 bien; le 13-6 *id.*

- 15-6 un gros, flasque, mort; un autre mort de flacherie, le troisième vit, ambré.
 17-6 vit; 19-6 soir, je le décortique = Ny. Fixée. La survie, du fait de troubles intercurrents, n'a été que de 9 j. chez les autres.
Résultats. — En dehors de ces deux seuls cas (L_{288} et L_{19}) toutes les autres expériences — 17 cas — ont eu le même résultat que pour L_{14} . *Ces vers ne meurent pas du jeûne que leur impose la ligature car ils ont été opérés en période d'alimentation facultative et si la ligature était plus antérieure d'un anneau, plusieurs se nymphoseraient.*
 Un doute subsiste pour les deux autres cas parce que le fragment antérieur n'a pas été amputé immédiatement après la ligature.

c) *Ligatures postérieures au mésothorax* (fig. 12).

- L_{35} 9-6-36 Trois 36 M_5' 7-8 j. ap. D. M. Abd. 2/3.
 13-6 deux morts, gris jaune, un b. en avant et en arrière.
 16-6 le dernier est mort; survie 6-7 jours.
 L_{138} 13-9-36 Trois 36 M_{1d}^2 9 à 10 j. (dont un à jeun) ap. D. M. Abd. 5/6.
 14-9 un bien; un fragment réagit peu.
 16-9 les parties ant. sont altérées, les parties post. assez bien.
 18-9 un moignon vit encore (18-19 j. ap. D. M.).
 21-9 il est mort, survie 8 jours.
 L_{228} 26-10-36 Trois 36 M_3g^2 10 j. ap. D. M. Th 3/Abd.
 28-10 a. b.
 31-10 morts, grisâtres en avant et en arrière, survie : 5 jours.
Résultats. — Les 93 vers ligaturés de Th 2 à Abd. 6, du 8^e au 11^e j., ont tous fourni les mêmes résultats que ceux des 3 cas cités. A remarquer la survie toujours courte. Bien entendu ces bêtes ne meurent pas d'inanition.

Pour qu'un ver, d'âge tel que désormais le jeûne, à lui seul, n'empêche plus la métamorphose, se nymphose malgré la pose d'une ligature, il faut que cette ligature n'isole que la tête, ne le prive que de la tête.

3^e Cas. — *Ligatures effectuées pendant la montée et le début du filage.* — Vers âgés de plus de 11 jusqu'à moins de 13 jours (Zone MEFL fig. 11).

Malgré les changements importants qui se produisent dans la façon de vivre du Ver, le résultat des ligatures est le même que dans le cas n° 2.

La biologie de nos vers à soie est longuement décrite dans un

article récent (BOUNHOL, 1938). En peu de mots rappelons qu'à l'âge de 11 jours normalement, le ver ne mange plus, il se met à circuler en quête d'un support, d'un abri obscur, de préférence à une certaine hauteur. Lorsque le 12^e jour est révolu, le ver file, à l'endroit choisi, les cordages soyeux (« bourre ») qui porteront le cocon ; le travail accompli, ou pendant qu'il l'accomplit, le ver vide son tube digestif. Peu après commence le filage en « 8 couché » (∞) du cocon.

Devant les résultats des ligatures placées en arrière de Th 2 (la putréfaction du fragment antérieur et parfois du fragment postérieur) on pouvait espérer qu'un ver lié dès que le tube digestif est vidé se comporterait autrement. Or, il n'en est rien.

37 ligatures post à Th 2 n'ont donné aucune nymphe
13 » entre Th 1/Th 2 » »

ce qui affaiblit la valeur des deux cas douteux L_{288} et L_{49} (p. 53). Si la nymphose avait été possible entre 10 et 11 jours elle l'aurait été à *fortiori* entre 11 et 13.

Enfin les 23 ligatures T/Th ont donné 9 nymphes, c'est-à-dire à peu près la même proportion que dans le même cas au paragraphe 2^e.

4^e Cas. — Ligatures effectuées pendant la 2^e période du filage : vers âgés de 13 jours au moins et de 15 au plus (Zone EFGH, fig. 11).

Les résultats tranchent au contraire franchement sur les précédents : on obtient, nous verrons dans quelles conditions, des hémichrysalides ou **деми-nymphe**s, animaux mixtes : nymphe en avant de la ligature, chenille en arrière de cette ligature (Planches I, a-e, II, m).

Tout d'abord : la ligature céphalique fournit des nymphes acéphales comme dans les paragraphes 2^e et 3^e mais en proportion beaucoup plus forte : 8 nymphes sur 9 ligaturés.

Ensuite, fait nouveau : la ligature Th 1/Th 2 donne également des nymphes antérieurement incomplètes : 4 nymphes sur 8 ligaturés.

Quand la ligature est postérieure à Th 2, on constate au bout de quelques jours, que la partie antérieure — ou le fragment antérieur si on a pratiqué la coupure — évolue vers la nymphose tandis que la partie postérieure conserve — et très longtemps après la mue

nymphale de la partie antérieure — l'aspect larvaire sous lequel elle mourra (Pl. I, *a-e*).

Voici quelques exemples.

- L170 24-9-36 Deux 36 $M_1 d^2$ 13 j. 1/2 ap. D. M. Th 2/3 fragmentée aussitôt.
 25-9 les fragments antérieurs remuent; 26-9 id.
 28-9 un fragment antérieur est sec, l'autre gonflé, translucide (17 j. ap. D. M.).
 2-10 le fragment antérieur du premier = Ny; je la dépouille. Le fragment postérieur correspondant remue comme une nymphe mais garde l'aspect larvaire, l'autre fragment antérieur est sec, non Ny autant que j'en peux juger; fragment postérieur comme l'autre.
 8-10 Le fragment postérieur du n° 2 est moribond (27 j. ap. D. M.), survie 14 j. Le fragment post. n° 1, bien, est mis en conserve.
- L277 30-6-37 Deux 37 M_1 13 j. 1/2 ap. D. M. Abd 4/5 ont commencé à filer le cocon proprement dit depuis 24 h.
 1-7 Bien. — Le 5-7, la partie antérieure isolée évolue vers la nymphose (19 j. ap. D. M.).
 8-7 je dépouille les deux fragments antérieurs; = Ny; l'exuvie enlevée est charnue.
 14-7 les fragments postérieurs sont morts toujours à l'état larvaire 26 j. ap. D. M.).
- L163 22-9-36 Deux 36 $M_1 d^2$ 13 j. 1/2 ap. D. M. (en cocon dep. 1 j. env.). Abd 7/8. le soir refilent.
 25-9 évoluent vers la nymphose. Le 26-9, flex. c., corps translucides.
 27-9 soir (18 j. 1/2) une nymphe se dégage devant moi, l'autre aussi le 28-9 matin, l'extrémité postérieure est dure, desséchée et ne paraît pas nymphe mais c'est difficile de se rendre compte.
 2-10 j'appelle ces monstres : *nymphes apyges, tronquées*, à cause de leur aspect en arrière où il leur manque les segments 8 et (9 + 10).
 4-10 id. vivent.
 18-10 un papillon magnifique sort de l'une d'elles et expulse son méconium par l'anus artificiel que constitue la lumière de l'intestin postérieur restée béante après la mue nymphale.
 21-10 je fixe ce papillon avec un témoin, je dissèque l'autre Ny tronquée; elle contient un papillon également.

Résultats. — Ces trois exemples appartiennent aux 39 vers, ligaturés de Th 2/3 à Abd 7/8, âgés de 13 à 14 j. ap. D. M.

De ces 39 vers : 30 ont donné des demi-nymphes; 2, des nymphes complètes.

Les autres sont morts à l'état larvaire, parfois de maladie.

- L280 19-7-37 Deux 37 M_2 14 j. ap. D. M. en cocon épais. Abd 3/4 sectionnés aussitôt en deux fragments.

- 22-7 (1^o) = Ny, en avant et en arrière ; (2^o) pas Ny, translucide seulement en avant.
- 25-7 (1^o) morte, sèche, (2^o) = Ny en avant, pas en arrière ; au dépouillement je remarque que l'exuvie est très charnue, je la fixe. La demi-nymphé qui est dessous est également curieuse. La tête s'était normalement fléchie, le reste du corps est cylindrique ; il n'y a pour ainsi dire pas d'ailes, les pattes se voient, mais petites (fixée).
- 28-7 partie postérieure vit toujours, non nymphé.
- 2-8 La partie postérieure toujours larve persistante remue (28 j. ap. D. M.). Fixée.
- L282 18-7-37 Trois 37 M₃' 12 j. ap. D. M. Abd 4/5.
(1^o) et (2^o) aussitôt sectionnés.
- 20-7 (1^o) et (2^o) a. b. remuants ; (3^o) grisâtre.
- 22-7 (1^o) ant. s'agite beaucoup, ambré, parties post. normales.
(3^o) très noir en avant, pas nymphé.
- 25-7 (1^o) et (2^o) ant. sont noirs. A la dissection Ny nette, exuvie très épaisse, conservée, ailes un peu plus développées que chez L₂₈₀. (2^o), avec exuvie de même consistance, n'est pas Ny. les deux part. post. sont noires, macérées mais pas Ny.
- 28-7 (1^o) post. toujours larve persistante, les autres morts.
- 2-8 Idem.
- Remarque* : Celui qui a donné une demi-nymphé avait fait d. d. de bonne heure le matin de l'opération (effectuée à 18 h. 30), il a donc été ligaturé 12 h. environ après l'évacuation intestinale ce qui explique le résultat malgré l'âge peu avancé théoriquement.
- L291 2-9-37 Un 37 F un jour ap. d. d. Abd 1/2.
3-9 les deux fragments vivent.
- 7-9 partie antérieure = Ny ; part. post. non, avec mouvements de fouet et frissons longitudinaux.
- 9-9 dépouillement de la partie antérieure, exuvie charnue conservée.
- 13-9 part. post. vit : larve persistante.
- L291 bis 1-9-37 Un 37 F deux jours ap. d. d. Abd 2/3, fragmenté aussitôt.
- 3-9 partie antérieure gonflée, translucide nymphoïde, part. post. aussi ; dépouillement : Nymphé totale, peau assez charnue en avant surtout. Partie antérieure conservée.

Résultats. — Sur 55 vers, ligaturés de même, âgés de 14 jours au moins et de 15 jours au plus :

24 ont donné des demi-nymphes

27 ont donné des nymphes totales.

Un jour d'âge en plus modifie donc les proportions des nymphes et des demi-nymphes.

5^e Cas. — Ligatures pratiquées pendant la période de repos : plus de 15 et moins de 17 jours après D. M. (Zone GHST, fig. 11).

Après le filage, le ver devient de moins en moins mobile ; il est encore capable de filer pour réparer son cocon si on le détériore,

mais, passé le 16^e jour, il se tasse, se raccourcit et la tête commence à se fléchir nettement quand le 17^e jour est révolu (¹).

Résultats. — 7 vers ont été décapités par ligature à cette époque, les 7 ont donné des nymphes acéphales.

26 vers ont été ligaturés après Th 2 ; ont été obtenues :

2 demi-nymphes,

23 nymphes complètes (fig. 12 C et D).

6^e Cas. — *La ligature de vers encore plus âgés et en prénymphose* (¹) n'avait aucun intérêt ; la nymphose étant alors inéluctable.

Tels sont les faits que nous avons observés : il nous reste maintenant à les interpréter et à les comparer à ceux obtenus par les autres auteurs.

3. *Résultats d'ensemble et Discussion.*

Le diagramme (fig. 11), qui a pour canevas l'échiquier des 176 possibilités, résume la destinée des ligaturés suivant les diverses conditions d'âge et d'emplacement.

1^o La suppression physiologique ou anatomique de la tête n'empêche la nymphose du reste du corps que si elle est pratiquée en période d'alimentation indispensable (avant le 8^e jour).

Tous les autres segments sont donc aptes à la nymphose à partir de ce moment et s'il y a un facteur céphalique nymphogène, il existe en puissance avant ce 8^e jour hors de la tête et il reste actif longtemps car les vers acéphales, ainsi qu'il est noté dans toutes nos fiches (voir par exemple L₈, L₁₁₇, L₂₈₆), présentent plutôt un retard qu'une avance de la mue nymphale.

2^o La suppression physiologique de l'ensemble (Tête + Prothorax) empêche la nymphose du reste du corps si elle est pratiquée avant le 13^e jour révolu. Aucun auteur ne paraît avoir réalisé avec attention, ce type de ligatures dont les résultats sont bien différents du précédent. Il faudrait donc admettre que le facteur céphalique a besoin de 5 jours pour franchir l'épaisseur du prothorax.

Lui faudra-t-il encore 5 jours pour franchir chacun des segments suivants ? Point du tout : 2 jours, parfois même un jour et demi suffisent pour que ses effets se fassent sentir à l'extrémité postérieure du corps, 9 segments plus loin !

(¹) Planche I, 7.

Maintenant que nous avons mis ces faits en lumière, il semble qu'il soit plus logique d'admettre que le facteur en cause n'est pas céphalique mais pro-thoracique.

Il y a là des faits importants jusque-là méconnus ou négligés.

La non-viabilité de la tête isolée et du couple Tête + Prothorax isolé rend difficile les investigations. Si l'on pouvait faire vivre 15 à 20 jours une tête isolée, on pourrait savoir peut-être si, séparée avant le 8^e jour, elle est capable de se nymphoser. Dans l'affirmative ce serait un argument en faveur de l'existence précoce d'un facteur céphalique. Mais une méthode permettant de réaliser une telle survie n'est pas encore mise au point à notre connaissance.

J. ROSTAND (1927), PATIJAUD (1926), ont observé des survies de 6 heures pour des têtes chez des Lépidoptères adultes, de 38 heures chez la Courtilière, de 8 jours pour la tête de Lucane à surface de section paraffinée, 18 jours pour une ♀.

L'expérience n'aurait d'ailleurs quelque valeur, que si la nymphose se produisait ; dans le cas contraire, on pourrait objecter que ce qui a surtout manqué à cette tête isolée, ce sont les matériaux nutritifs que la chenille a absorbés, en quantité suffisante, le 8^e jour, pour se métamorphoser ultérieurement, mais qui n'ont pas été, à cette date, tous assimilés et répartis.

Si l'on admet l'origine prothoracique du facteur nymphogène, on comprend fort bien que la ligature céphalique n'empêche la nymphose que dans la mesure où elle empêche l'animal de se procurer les matériaux alimentaires indispensables ; cette provision une fois effectuée, la partie postérieure à la ligature pourra mobiliser, au moment voulu, ces matériaux et posséder le facteur nymphogène lorsqu'il interviendra le 13^e jour. Il est clair qu'avant ce moment, une ligature privant du segment prothoracique la partie postérieure, ne permettra pas sa nymphose. A partir du 14^e jour, le facteur semble se répandre rapidement d'un bout à l'autre du corps.

3^e *Les demi-nymphes (nympholarves).*

a) Les conditions d'obtention de ces produits expérimentaux si démonstratifs sont étroitement déterminées dans le temps et l'espace : jamais avant le 13^e jour révolu, guère après le 15^e révolu.

Les auteurs qui indiquent cette obtention comme habituelle en assez grande proportion, bien qu'ils ne précisent pas, ont donc

bénéficié d'un heureux hasard. Il est permis de penser que cette facilité n'est pas générale puisque FRAENKEL, chez l'asticot de *Cal-*

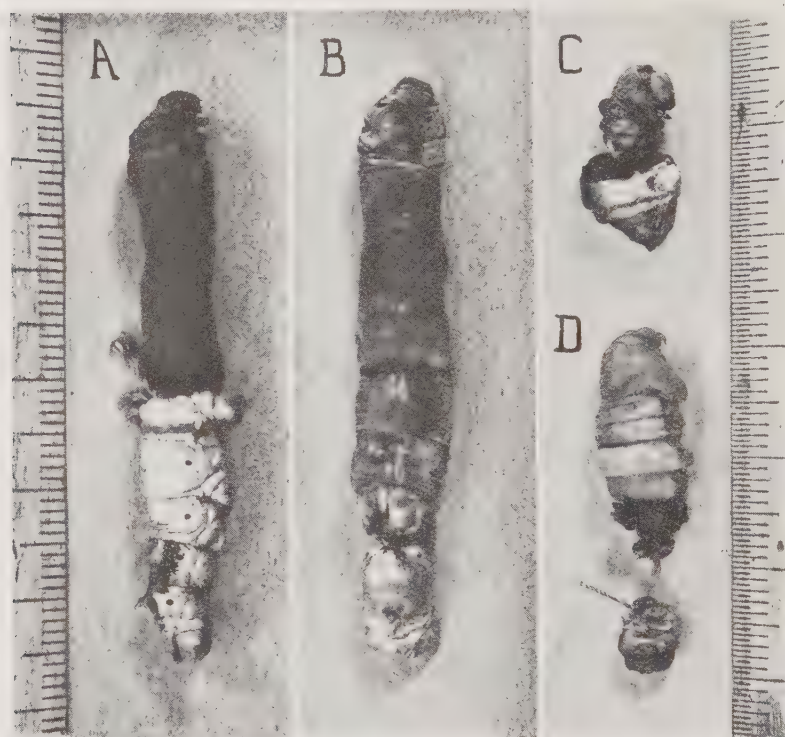


Fig. 12. — Destin variable de chenilles ligaturées (*B. mori*).

Voir aussi Planches I et II.

- A. — Etat, 5 j. après une ligature (Abd 3/4) posée en période alimentaire facultative. Partie antérieure : morte, putréfiée (occlusion intestinale). Partie postérieure : survivra longtemps, mais mourra sans se nymphoser.
- B. — Etat moins avancé que A : 4 j. après ligature Abd 6/7. L'aspect tacheté, gris puis noir mat, des parties antérieures de A et B ne doit pas être confondu avec celui — brun luisant homogène, fonçant jusqu'au noir — des nymphes (ou demi-ny.) non dépouillées (voir planche I, e).
- C. — L_{210} (15 j. ap. D. M. Abd 3/4). Nymphe totale, desséchée et très incomplètement dépouillée. Partie antérieure : très rétractée, paraît restée à l'état larvaire. Partie postérieure : a survécu 18 j. après la mue nymphale (nymphose normale : 16 j.), est plus caractéristique. De telles pièces ne doivent pas être considérées comme des cas de nymphose de la seule partie postérieure (voir discussion p. 62).
- D. — L_{260} (14 j. ap. D. M. Abd 7/8). Nymphe totale encore vivante, la minuscule part. post. ne survivra pas, la part. ant. avec étuis alaires bien développés, constitue une *nympe apyge*.

liphora, comme nous, chez le Ver à soie, a précisé les conditions limitées de la production de ces monstres.

On peut néanmoins lui faire un reproche : il compte l'âge de ses opérés par rapport à la pupaison et non par rapport à la D. M., l'âge d'un ligaturat est, en somme, calculé à *posteriori* quand sa pupaison se produit. Quand elle ne se produit pas, il ne peut donc préciser exactement l'époque des ligatures.

D'autre part, cette méthode part d'un postulat qui n'est pas évident et encore moins démontré : à savoir qu'une ligature — opération éminemment brutale — ne modifie pas la vitesse du développement du sujet qui la subit ou que, s'il la modifie, c'est toujours dans le même sens et de la même quantité, quelle que soit la place de la ligature, son époque et le fragment (antérieur ou postérieur) considéré.

Or, en examinant nos fiches d'expériences, nous voyons que cette modification paraît très variable en fonction des trois précédentes conditions. Les exemples abondent, du reste, en Biologie expérimentale, de facteurs qui accélèrent le développement ou le retardent suivant qu'ils sont appliqués avant ou après certaines époques : par exemple le jeûne chez *Lymantria* (KOPEC et ici même, Chapitre III, § 2), le froid chez *Chrysiridia* (CATALA, 1937).

b) Aspect.

Toutes nos demi-nymphes sont nymphes en avant et larves en arrière (Planches I, *a-e*. II, *m*).

Nous *définirons* ainsi les demi-nymphes : ce sont des « monstres » expérimentalement obtenus et constitués par une partie antérieure, en avant de la ligature : nymphe ; et une partie postérieure, en arrière de la ligature ; persistant jusqu'à sa mort à l'état de larve. C'est la définition qu'en ont donnée implicitement CONTE et VANEY (1911) et KOPEC.

Nous la *préciserons encore* en disant que, dans notre travail et sauf avis contraire, nous ne considérerons comme demi-nymphes que les cas où la partie antérieure, nymphe, et la partie postérieure, larve, ont été vivantes au même moment si peu de temps que ce soit. Ceci exclut formellement les cas où une partie postérieure se nymphose après que la partie antérieure est morte, desséchée. Nous discuterons plus loin la viabilité des parties antérieures ; de tels cas ont été observés par nous et par PLAGGE qui les interprète comme nous : nymphes totales ou complètes.

On n'a pas encore obtenu, chez les Lépidoptères, de partie antérieure *vivant à l'état larvaire en même temps que la partie postérieure* de la même chenille *vivant à l'état de nymphe*.

L'anatomie très spéciale des diptères explique les résultats particuliers observés par FRAENKEL (voir plus loin).

En revanche, les résultats obtenus par ROSA SACCHI chez *Bombyx mori* sont surprenants et s'ils se vérifiaient fourniraient un argument de valeur contre toute action d'un facteur céphalique dans la métamorphose.

Selon ses tableaux, pour les ligatures « entre Th. et Abd. » :

Sur 54 vers ligaturés « en montée » (A) 35 se sont nymphosés.

Sur 22 vers ligaturés 3 jours ap. le début du filage (B) 19 se sont nymphosés. L'auteur ne précise pas s'il s'agit de nymphes ou de demi-nymphes.

D'après son texte, toutes étaient semblables à la description donnée : « la partie antérieure, conservant ses caractères larvaires, ne vécut que peu de jours, se durcit et se momifia, tandis que la partie postérieure montrait un abdomen de nymphe si on essayait de la dépouiller ».

Ce qui nous surprend c'est que le résultat soit identique pour la série (A) comme pour la série (B). L'auteur a-t-elle disséqué les parties antérieures momifiées ? il eut été préférable de les disséquer avant dessiccation. D'après notre expérience personnelle nous pensons qu'il y a erreur ; que dans le cas (B) les deux fragments étaient nymphes, mais que, la survie du fragment antérieur étant toujours plus courte, la dessiccation a masqué la nymphose *avant qu'elle ne soit commencée en arrière* (voir fig. 12).

L'auteur indique, en effet, des survies totales de 8 à 15 jours et plus. Or, quand la partie antérieure se nymphose, c'est dans les 3 ou 4 jours après la ligature (placée le 14^e ou le 15^e j.) et, 8 ou 9 j. après, sa dessiccation rend très difficile la vérification de son évolution.

Quant aux cas (A), nous ne savons qu'en penser car nos vers ligaturés à l'époque de la montée n'ont jamais évolué vers la nymphose. S'est-il glissé parmi ceux de R. SACCHI des vers dérangés de leur filage et plus âgés qu'elle ne l'a cru ?

Les conditions d'élevage, la durée du dernier âge des témoins ne sont pas indiqués.

c) Les demi-nymphes (seulement Ny antérieurement) se produisent pendant une période de deux jours consécutifs, avec prédominance du 13^e au 14^e. Des sujets d'un même lot de mue, choisis aussi semblables que possible, et ligaturés le même jour, les uns en Th 3, d'autres en Abd 2, d'autres en Abd 6 ou 7, donnent tous des demi-ny. ; fait curieux, on constate que les ligatures posées de Th 2 à Ab 2 donnent pendant deux jours moins de nymphes totales et plus de demi-nymphes que les ligaturées Abd 5 à Abd 8. Faut-il en conclure que l'extrémité toute postérieure est, isolée, plus apte à la nymphose que l'ensemble de cette extrémité et de quelques segments contigus plus antérieurs ? A un degré moindre sans doute, mais que l'on ne peut imputer, nous semble-t-il, au hasard, nous retrouvons à l'extrémité postérieure un phénomène analogue à celui constaté à l'extrémité antérieure : l'addition,

à la tête, d'un ou de deux segments adjacents, empêche la nymphose pour une même époque opératoire.

Il y a là des constatations qui appellent une expérimentation spéciale. Elles ont échappé, comme celles relatives au prothorax, aux auteurs qui n'ont pratiqué de ligatures que dans la région moyenne. KÜHN et PIEPHO eux-mêmes n'ont pas fait de ligatures en Abd 7 et au delà.

En résumé : il y aurait 3 périodes critiques passé lesquelles on obtient la nymphose après la ligature :

- une pour les ligatures de tête : le 8^e-9^e jour ;
- une pour les ligatures post. à Th 1/Th 2 et peut-être Abd 7/8 le 13^e jour ;
- une pour les ligatures post. à Th 2 les 14-15^e jour.

d) Obstacles limitant les conditions d'obtention.

Nous n'avons considéré, jusqu'ici, que le côté positif de la question. Pourquoi une ligature placée, le 10^e jour par exemple, au milieu du corps, ne permet-elle pas au facteur antérieur prothoracique ou céphalique de réaliser une demi-nymphose ?

Devant la mortalité importante du fait de l'arrêt du transit intestinal, nous avons pensé d'abord que la réplétion du tube digestif était un obstacle certain, sinon à la nymphose, tout au moins à l'investigation expérimentale.

On pouvait envisager et tenter la ponction du tube digestif, son évacuation artificielle précoce par gastrostomie ou son évacuation accélérée par une mise à jeun précoce, sitôt close la période d'alimentation indispensable. Or, dans ce cas, des dissections en série nous ont montré que, loin de hâter l'évacuation, *le jeûne la ralentissait*, la retardait, comme si le sujet cherchait à utiliser, le mieux possible, une nourriture qu'il aurait expulsée, incomplètement digérée, si de nouvelles ingestions s'étaient produites. RÉAUMUR avait remarqué un fait analogue pour *Galleria*.

La ponction s'est avérée très difficile car le contenu du tube digestif est filant et renferme des débris végétaux en suspension.

La gastrostomie est une opération efficace qui n'empêche pas l'animal de devenir imago mais qui n'accélère en rien la mue nymphale. D'ailleurs le traumatisme opératoire peut parfaitement retarder cette mue du temps que le résultat de l'opération l'avancerait.

Finalement, ne pouvant provoquer par ce moyen une avance importante de la nymphose, nous nous sommes résigné à chercher

à l'avancer de quelques heures en effectuant les ligatures *immédiatement après* la dernière défécation. Un bon nombre de sujets qui effectuaient cette évacuation sous nos yeux ont été ligaturés aussitôt. Or, ils n'ont *jamais donné de demi-nymphes*.

Un certain nombre d'autres — dont l'heure de la dernière défécation avait été notée — ont été ligaturés 8 h., 12 h., 24 h. après ; seuls ces derniers ont donné des demi-nymphes.

Par conséquent, si la vacuité du tube digestif paraît être une condition nécessaire, elle n'est pas une condition immédiatement suffisante.

Chez les ligaturés post-céphaliques, chaque fois que nous avons observé l'expulsion du dernier excrément caractéristique, la nymphose s'est produite. En revanche, plus rarement la même évacuation a été constatée après des ligatures Th 1/2 ou Th 2/3 posées avant le 11^e ou le 12^e jour. Aucun de ces cas n'a évolué vers la nymphose (voir L₁₃, p. 50).

Un ou plusieurs phénomènes se produisent donc *dans les 24 heures qui suivent la dernière défécation* ⁽¹⁾ rendant possible l'action d'un facteur nymphogène — s'il existe : sensibilisation des tissus, transformation en facteur actif d'un facteur émis sous forme inactive, etc... Remarquons que dès lors on peut se passer de la conception du facteur nymphogène, ces phénomènes, d'ordre métabolique général, pouvant débiter dans la région thoracique avant de se produire dans la région postérieure.

γ. Résultats lointains. Développement imaginal possible dans certains fragments de nymphes.

La ligature d'une chenille, suivie ou non d'une séparation en deux fragments, permet d'obtenir, nous l'avons vu :

1° soit une partie antérieure mortifiée et une partie postérieure nymphosée (nymphé acéphale) — sous le nom de nymphes acéphales nous groupons aussi les résultats des ligatures excluant tête et prothorax ;

2° soit deux parties complémentaires ant. et post. d'une nymphé (nymphose totale) ;

(1) BATAILLON a signalé l'importance du « vidage » du ver pour le renversement de sa circulation dorsale.

3° soit une partie antérieure nymphosée et une partie postérieure larvaire : demi-nymphes.

Remarques :

Ces nymphes acéphales ne sont peut-être que des cas particuliers de nymphes totales, mais rien ne permet d'affirmer que le ou les segments qui meurent rapidement après la ligature, se seraient nymphosés s'ils avaient pu vivre.

En ce qui concerne la 2^e et la 3^e catégorie, la destinée d'une partie antérieure nymphosée est sensiblement la même, qu'elle appartienne à une demi-nymphé, ou à une nymphé totale. Nous les traiterons donc simultanément.

La mortalité de tous ces ligaturés nymphes est considérable au moment de la mue nymphale ; le dépouillement est parfois spontané — et c'est un gage de survie — mais le plus souvent il faut avoir recours à l'exuviation artificielle qui blesse ou froisse imperceptiblement les parties nymphales les plus fragiles (ailes, pattes). Un jour ou deux après, la nymphé est morte, présentant une rétraction tout à fait caractéristique de la face ventrale en arrière des étuis alaires (Abd 1-Abd 3) (Planche I, *m*).

1° *Nymphes acéphales*. — Les nymphes acéphales vivent très longtemps. GADEAU DE KERVILLE, ROSA SACCHI ont obtenu des imagos acéphales de *Bombyx* ; nos nymphes n'en ont point donné. CONTE et VANEY n'en ont pas obtenu avec *Bombyx mori* mais seulement avec *Lymantria* ; il est vrai que ces auteurs n'ayant pratiqué que des ligatures céphaliques ont obtenu un nombre de nymphes acéphales plus grand que le nôtre.

Un fait seul importe : l'obtention de papillons acéphales est une réalité : le comportement de ces mutilés est d'ailleurs intéressant en ce qui concerne les rapports sexuels, la longévité, si on en juge par les constatations de GADEAU DE KERVILLE et R. SACCHI.

Quelques parties postérieures limitées, commençant en avant par Abd 1 ou Abd 2 vivent longtemps ; les portions plus courtes meurent en général rapidement.

2° *Nymphes et papillons apyges*. — Les ligatures tardives en Th 2 ou Th 3 permettent d'obtenir des portions antérieures nymphosées qui n'arrivent pas à se dépouiller et meurent très rapidement.

Une portion antérieure comportant un plus grand nombre de

segments survit plus longtemps mais son développement nymphal s'arrête, à moins qu'elle ne s'étende jusqu'au 6^e segment abdominal compris ou mieux jusqu'au 7^e. Nous avons appelé nymphes tronquées ou apyges de telles portions (Planche I, *f*).

Après avoir abandonné, lors de la mue nymphale, le plus souvent spontanément, la dépouille larvaire et le fil de la ligature, elles apparaissent amputées du 8^e et du (9^e + 10^e) segments et la cicatrisation naturelle de cette amputation laisse perméable, peu béante, la surface de section du conduit intestinal. Est-ce là la raison de sa survie ? Toujours est-il que ces nymphes tronquées donnent souvent des *imago*s viables, également tronqués (Planches I, *s* et II, *g*), qui expulsent leur méconium par leur pseudo-anus et cherchent à féconder les ♀.

Nous devons indiquer ici les expériences de quelques auteurs.

HACHLOW (1931) utilisant *Aporia cratægi* et *Vanessa* (*V. urticæ* et *V. Io*) a ligaturé transversalement des chenilles et des nymphes et en a sectionné d'autres, plus ou moins obliquement, qu'il a fait cicatriser en les plaçant sur des plaques de verre stérilisées. Si l'opération est faite peu après la mue nymphale, seule continue à vivre la partie antérieure pourvu qu'elle s'étende jusqu'aux premiers segments abdominaux.

Si l'opération est faite plus tard, les deux parties vivent. HACHLOW, qui a réalisé une vingtaine de types de ligatures ou de coupes, mais jamais en arrière du 5^e segment abdominal, dit que le « centre » nécessaire au développement de l'imago est placé ventralement dans le thorax pupal. En fait, quand on lit le long mémoire de cet auteur, on est frappé de l'imprécision de la technique employée et de la fragilité des conclusions.

De son côté BODENSTEIN (1936) a fait des expériences analogues : ligatures, au moyen d'un cheveu, de jeunes pupes de *Drosophiles*, avec amputation de la partie antérieure ; pas de développement des parties postérieures. Les parties postérieures se développent, au contraire, si l'opération est effectuée plus tard. Ces recherches, et une étude du développement de l'œil transplanté dans des pupes ligaturées (1938) ne lui ont pas permis de préciser la nature et la localisation du « centre de métamorphose ».

Le problème qui se pose, en effet, est le suivant : En se plaçant dans les conditions rendant la nymphose possible — et indiquées précédemment — quelle est la portion d'une chenille capable, isolée du reste : 1^o de subir la mue nymphale ; 2^o de continuer à vivre ; 3^o de subir la mue imaginale pour pouvoir donner le fragment correspondant d'un imago.

D'une part, selon nos expériences et celles de GADEAU DE KERVILLE, R. SACCHI, etc... l'ablation de la tête et parfois du prothorax n'empêche pas l'évolution vers l'imago vivant. D'autre part,

d'après nos résultats, l'ablation de 2 ou 3 segments terminaux n'empêche pas non plus cette évolution.

Bien que nous n'ayons pas pratiqué, chez une même chenille, l'exclusion simultanée de la région céphalique et de la région terminale postérieure, on peut, semble-t-il, conclure que la région qui peut se suffire à elle-même, à l'égard de la métamorphose, est la région médiane Th 3-Abd 6 au moins.

Mais, fait important, nous l'avons vu, cette région, pour se métamorphoser, doit rester indivise transversalement. Sur ce point, il y a concordance entre les faits — sinon entre leur interprétation — observés par nous-même (ligature de chenilles) ou par HACHLOW et BODENSTEIN (ligatures de nymphes).

Des mobilisations de matière, des courants physiologiques ou des migrations cellulaires se produisent probablement en cette région dans le sens de sa longueur (voir chapitre XI). En effet, les mutilations qui permettent de telles translations longitudinales permettent la métamorphose. C'est ainsi, à notre avis, que doit être interprétée l'expérience 3g (bipartition longitudinale de nymphes) réalisée par HACHLOW ⁽¹⁾.

Dès lors, il n'y a rien d'étonnant que ne survivent point, ou ne se transforment pas, les parties postérieures nymphosées, séparées de leur portion complémentaire, avant la mue nymphale.

Quant aux parties antérieures nymphosées, peut-être est-ce uniquement leur fragilité plus grande, les lésions que provoque une mue nymphale presque toujours pénible et non spontanée qui les empêchent de poursuivre leur évolution, mais peut-être aussi, très précocement après la mue nymphale, reçoivent-elles, de la partie postérieure, des matériaux ou des incitations indispensables.

(1) 10 nymphes de 5 jours furent fendues en long et pansées à la paraffine : « des 20 moitiés, une seule périt ; chez les autres, la métamorphose alla jusqu'à la fin ». L'auteur a antérieurement expliqué pourquoi il a tenté cette opération : ou bien la section passerait exactement par le « centre » de métamorphose et le détruirait, ou bien elle passerait à côté, de sorte qu'une moitié seulement de la nymphe en serait pourvue. Devant les résultats obtenus sa conclusion est : « la métamorphose peut se poursuivre sans dépendre d'un centre ». Nous concluons plutôt : les éléments nécessaires (centre ?) ont été partagés d'une façon assez égale dans les deux moitiés et ils occupent donc un volume important dans le corps de la nymphe.

Conclusion du § 2.

Les ligatures, à des âges et en des positions méthodiquement variés, ont des conséquences très différentes. Lorsque des conditions intrinsèques nécessaires sont réalisées, on peut obtenir toute une gamme de monstres : nymphes (puis papillons) acéphales, demi-nymphes ; nymphes (puis papillons) apyges. Ces derniers n'avaient, jusqu'à nous, jamais été obtenus ou signalés.

Les principales conditions intrinsèques que nous avons mises en évidence sont :

un degré minimum d'assimilation et d'utilisation des réserves alimentaires ;

l'état de vacuité intestinale ;

et, pour l'obtention des imagos, l'absence de toute constriction dans la région moyenne du corps de Th 2 à Abd 6.

*§ 3. — Ligatures chez *Galleria mellonella*.*

Plus restreinte que celle réalisée chez le ver à soie, notre expérimentation avec cette chenille (200 cas environ) permet cependant quelques constatations de valeur.

Ce qui nous avait frappé dès les premières séries, c'était l'impossibilité d'obtenir des nymphes ou des demi-nymphes à partir de chenilles ligaturées *avant la fin* du filage. Si, comme nous le pensons maintenant, l'état de vacuité du tube digestif est nécessaire à cette obtention, le retard de la période critique s'explique puisque nous avons exposé que la *Galleria* cesse d'excréter très tardivement, précisément après la fin du filage.

Les résultats sont moins précis que chez le ver à soie pour plusieurs raisons : d'abord la rapidité du développement fait qu'en l'espace de 12 heures environ, la chenille cesse de filer, évacue ses derniers excréta, se retourne — la tête vers les valves du cocon — et s'immobilise en fléchissant progressivement cette tête. Il est plus difficile de situer, par rapport à la D. M., les époques de la taille maxima, du filage et de la d. d. très difficile à observer.

Résultats (graphique fig. 13). — 1° La limite de précocité des ligatures céphaliques permettant d'obtenir des nymphes acéphales (Planche II, *n*) ne coïncide pas avec la limite de précocité de la période

d'alimentation facultative, différence que des travaux ultérieurs permettront peut-être d'expliquer.

2° Quand la d. d. est réalisée, c'est-à-dire en moyenne 7 à 8 jours après la D. M. (à 30-32°) ou encore le troisième jour après le début du filage du cocon, on obtient surtout des demi-nymphes que la

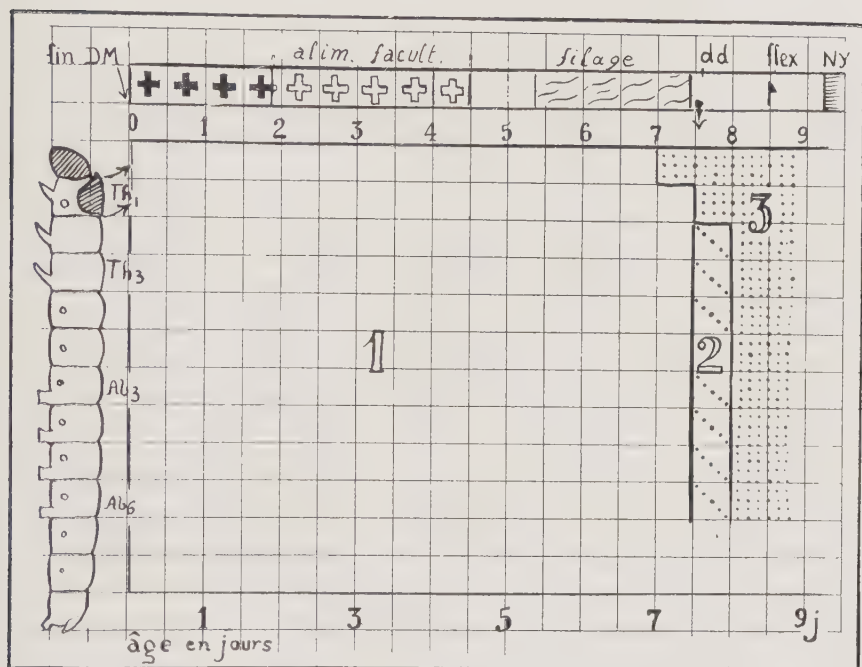


Fig. 13. — Ligatures chez *Galleria mellonella* (Résultat).

Zone 1 : mort sans nymphose. — Zone 2 : demi-nymphose. — Zone 3 : nymphose totale (légende détaillée : fig. 11).

ligature soit située entre Th/Abd ou entre deux segments abdominaux quelconques (Planche II, m).

3° Quand la tête est sur le point de se fléchir, au moment de la ligature, la chenille se nymphose en totalité quelle que soit la position de la ligature.

La plus grande plasticité de *Galleria* s'est révélée en maintes occasions ; en particulier un fragment d'imagó, non viable (Tête + thorax), s'est développé en 10 jours, délai normal, dans le fragment antérieur d'une nymphe totale obtenu à partir d'une chenille

ligaturée en Th/Abd avant la flexion de la tête (la flexion était probablement imminente car elle était réalisée chez les témoins du même lot). La partie postérieure de la nymphe a vécu longtemps (cas λ_{61}).

4° Enfin, nous avons observé quelques cas de *nymphose locale* analogues à ceux que KÜHN et PIEPHO ont obtenu chez *Ephestia Kuhnii* et dont ils ont si soigneusement décrit les variétés et la structure histologique (1938).

Nous reproduisons à titre documentaire la fiche correspondante :

λ_{46}	20-5-36	14 h.	Une 36-n.	7 j.	apr.	D. M.	(20 mm., en cocon).
			Abd 1/2.				
	21-5		soir.				Partie ant. brune (nymphe non dépouillée).
	22-5						= Demi-nymphe, je dégage part. ant., liquide exuvial épais, part. post. conserve aspect larvaire mais présente des taches brunes ou orangées : 1° autour des stigmates Abd 2, 3, 4, 5, 6 et 7, à droite comme à gauche ; 2° sur le dos aux tergites Abd 3 et Abd 5. De plus petites aux tergites Abd 2 et Abd 4.
	28-5						Cette partie postérieure remue toujours à la façon d'une larve, les taches ne se sont pas étendues.
							Morte ultérieurement.

En résumé : si les résultats chez les chenilles de *Galleria* ne peuvent, à eux seuls, donner une idée précise des conditions permettant, ou commandant, leur métamorphose, totale ou partielle, ils viennent compléter ceux obtenus chez *B. mori* et, précisément parce que la biologie des deux espèces est différente, on peut mieux juger ce qu'il y a de commun dans leur comportement.

C. — Conclusion.

Les conclusions du § 2 s'appliquent donc au *Bombyx mori* comme à *Galleria mellonella*.

Les conditions physiologiques fondamentales qui doivent être réunies pour que des chenilles ligaturées puissent se nymphoser (nymphe acéphale, demi-nymphe, nymphe apyge) sont : possibilité d'acquiescer et de mobiliser un minimum de réserves alimentaires ; possibilité d'une libération normale de l'intestin.

Ces conditions nécessaires ne sont pas toujours suffisantes.

La méthode des ligatures n'est donc pas, à elle seule, apte à résoudre le délicat problème du déterminisme de la métamorphose.

Ajoutons, qu'à rester objectivement sur le terrain des faits, nos expériences de ligatures ne nous permettent pas de donner la preuve irréfutable de l'existence d'un facteur humoral (céphalique ou non) déterminant la métamorphose.

Certaines hypothèses : rôle du système nerveux et, en particulier, du cerveau et de quelques organes spéciaux, ne peuvent être infirmées ou confirmées que par des expériences portant *électivement* sur ces organes.

C'est de ces expériences que nous allons parler maintenant, quitte à utiliser leurs résultats, ultérieurement, pour une explication plus complète des résultats des Ligatures.

CHAPITRE V

SECTIONS DE LA CHAÎNE NERVEUSE

A. — HISTORIQUE.

B — RECHERCHES PERSONNELLES CHEZ *BOMBYX MORI*.

§ 1. — *Méthodes et technique* (p. 74).

§ 2. — *Compte rendu des expériences*.

α. Histoire des opérés (p. 77).

β. Résultats : 1^o immédiats : *a*) inappétence (p. 81); *b*) défécation (p. 81).

2^o éloignés : *a*) âge permettant la métamorphose des opérés (p. 83);

b) anomalies (p. 83); *c*) avenir des nymphes. Obtention d'imagos (p. 84); *d*) survie (p. 85).

C. — RECHERCHES PERSONNELLES CHEZ *GALLERIA MELLONELLA*.

§ 1. — *Technique* (p. 86).

§ 2. — *Compte rendu des expériences* (p. 87).

α. Histoire des opérés.

β. Résultats (p. 89).

D. — RÉSULTATS D'ENSEMBLE ET DISCUSSION (p. 90).

Comparaison des résultats des sections de la chaîne nerveuse et des ligatures.

A. — Historique.

La section de la chaîne nerveuse ventrale et l'isolement, voire l'ablation, d'un ou plusieurs des ganglions qui la jalonnent, ont été pratiqués par divers auteurs : la plupart étudiaient par cette méthode, non la métamorphose, mais la locomotion des insectes (KOPEC, 1912 et 1916) — la respiration (FAIVRE, 1860) — le tissage des cocons (SKOBELTZINE, 1931). Le rôle du système nerveux dans la métamorphose des chenilles n'a guère été étudié par cette méthode que par KOPEC (1917-1922) puis MÉTALNIKOV et KORVINE-KROUKOWSKY (1927).

On trouvera dans le mémoire de KOPEC (1916) l'indication des travaux chirurgicaux analogues effectués de 1812 à 1916.

KOPEČ décrit sa méthode avec soin et schèmes à l'appui. Ses conclusions relativement à la métamorphose ont varié légèrement dans le temps.

En 1912 il écrit : « les processus de mue, la pupaison et la transformation en imago, chez les animaux dont on a enlevé les ganglions abdominaux ou dont on a sectionné les connectifs entre des ganglions quelconques, et même, chez les animaux écerébrés et dont on a extirpé le ganglion sous-œsophagien, évoluent tout à fait normalement dans des périodes de temps normales. Ceci démontre que la métamorphose des Lépidoptères est complètement indépendante du fonctionnement du système nerveux ».

En 1917, l'auteur distingue le cerveau des autres ganglions. Les chenilles dont le sous-œsophagien a été enlevé le 3^e jour après la dernière mue se comportent, en général, normalement ; des larves, privées de un ou deux ganglions thoraciques ou abdominaux, deviennent chrysalides au même moment dans les parties antérieure et postérieure. En 1922, KOPEČ cite en fait les mêmes expériences que dans le précédent travail mais les opérations sont indiquées comme réalisées les 7^e jour et non le 3^e.

Par conséquent, l'interruption du système nerveux ventral, avec ou sans ablation de ganglions, même réalisée assez précocement (7 j., voire 3 j. après la D. M.) n'interdirait pas la chrysalidation aux chenilles de *Lymantria dispar*.

MÉTALNIKOV et KORVINE-KROUKOWSKY brûlent avec un fil métallique des chenilles de *Galleria mellonella* dans la région ventrale où se trouve tel ou tel ganglion, plus ou moins repéré par transparence. Ils constatent que : la destruction de l'un quelconque des ganglions ventraux, comme celle du cerveau, empêche la métamorphose bien que les chenilles puissent vivre longtemps après l'opération. Ces auteurs contredisent donc KOPEČ.

A notre avis, les expériences de l'un comme des autres nous paraissent insuffisantes ou insuffisamment démonstratives ; l'âge des chenilles n'est pas précisé par MÉTALNIKOV et K. KROUKOWSKY et leur méthode de brûlure ne provoque pas des lésions suffisamment électives, strictement nerveuses.

B. — Recherches personnelles chez *Bombyx mori* L.

Nos recherches ont porté sur les chenilles de *B. mori* et de *Galleria mellonella*. A la taille près, la disposition du système nerveux est très semblable chez les deux espèces. (La figure 14) indique cette disposition commune.

§ 1. — *Méthodes et technique.*

Que faut-il réaliser ? Une solution de continuité dans la chaîne nerveuse ventrale. Pour ceci, à se borner aux techniques purement chirurgicales, on peut pratiquer soit :

1° une connectivotomie, c'est-à-dire une section des connectifs entre deux ganglions consécutifs, soit

2° une résection des connectifs, c'est-à-dire deux sections rapprochées des connectifs entre deux ganglions et enlèvement du segment compris entre les sections, soit

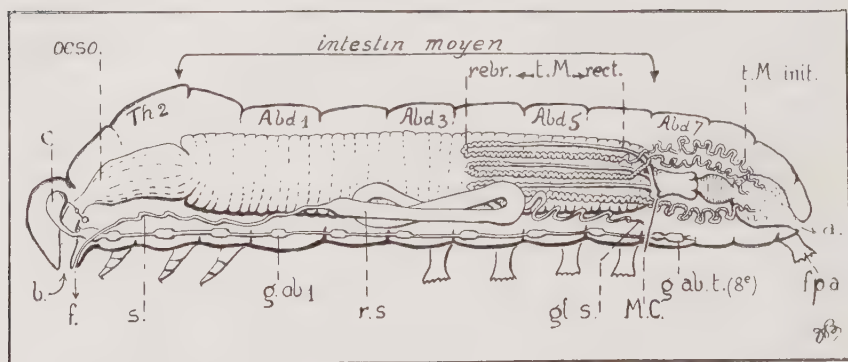


Fig. 14. — Anatomie générale d'une chenille (Ver à soie).

3° deux sections des connectifs de part et d'autre d'un ganglion et enlèvement de ce ganglion (ganglionectomie).

1^{re} méthode : la *connectivotomie* a, pour conséquence, du fait de l'élasticité du tissu nerveux, un écartement — un diastasis — immédiat des deux bouts des cordons coupés, suffisant pour qu'une interruption définitive soit réalisée. Néanmoins, dans la crainte d'une possible régénération, nous avons presque toujours donné la préférence au 2° procédé qui n'est, en somme, qu'une variante, plus longue, du premier, mais ayant encore plus de chance d'assurer la permanence du résultat anatomique cherché dans le cas d'une régénération rapide. C'est le type d'opération que nous avons réalisé chez une centaine de Vers à soie.

Par la troisième méthode non seulement est réalisée une coupure du système nerveux, mais encore l'ablation d'un ganglion, ablation

dont les effets, au moins locaux, s'ajoutent à ceux de la connectivotomie. Ce type d'opération a été pratiqué, en plus du premier, chez *Galleria*.

Technique (Voir chapitre I-B, techniques et dispositifs communs à toutes les opérations).

Le ver à opérer est étendu, anesthésié, dans la gouttière de la plaque d'opération en paraffine spécialement établie pour les sections de chaîne nerveuse (fig. 5).

Le ver est placé sur le dos de façon que la région que l'on désire opérer — par exemple Th 3/Abd 1 — soit au centre du champ. Les liens élastiques sont amenés dans les encoches de la plaque d'opération les plus proches et sont soulevés successivement au-dessus du corps du ver de la main droite tandis que la pulpe de l'index gauche appuie doucement sur son corps dans la région opératoire de façon à chasser le plus possible le sang ; on laisse alors lentement s'appliquer l'élastique qui fera ainsi garrot en arrière de la région opératoire. On procède de même pour l'élastique placé en avant de la région à opérer qui, ainsi, est assez tendue, relativement exsangue. Il y aura bien hémorragie lors de l'incision tégumentaire, mais l'animal ne perdra que le sang de la région opératoire et, en avant et en arrière, l'hémolymph sera contenue.

Ces préparatifs sont parfois longs du fait que la plaque d'opération est coincée dans le pied du microscope ; en revanche, au cours de l'opération, il n'y a plus aucune crainte de voir, par suite d'un faux mouvement, d'un accrochage, le sujet se déplacer et quitter le champ du microscope.

Le système nerveux n'est pas visible par transparence chez le Ver à soie, aussi faut-il tracer les incisions nécessaires d'après des repères bien définis. Des croquis (fig. 15, A. B. C) les indiquent pour les trois régions où nous avons pratiqué la connectivotomie.

Une incision très favorable est celle qui découpe une languette dont la pointe, une fois rabattue, est dirigée vers la gauche de l'opérateur ; de cette façon, la pince tenue en main gauche, pourra, tout en travaillant, la maintenir facilement. Avec des pinces, on déplace doucement le tissu adipeux et on cherche les connectifs ; ceux-ci sont saisis légèrement et tirés vers la tête : le ganglion abdominal (dans le cas envisagé), pigmenté de brun, apparaît alors, si l'incision a été convenable, au bord postérieur de la plaie opératoire ; la preuve étant ainsi faite que l'on tient bien les connectifs, la main droite prend les ciseaux sans que les yeux quittent les oculaires, et sectionne les connectifs en avant puis en arrière des pinces. Un segment des connectifs reste donc dans les mors des pinces et se trouve enlevé quand on retire l'animal pour l'essayer sur

du coton humide. La languette tégumentaire est aussitôt remplacée sur la plaie qui est essorée, tamponnée au buvard.

L'expérience nous a montré que dans le cas de ces sections de la corde nerveuse, l'*hémorragie secondaire*, quand l'animal se réveille, est presque constante et grave. Il est vraisemblable que, du fait de la lésion nerveuse, des contractions musculaires hémostatiques, la vaso-constriction des tissus au niveau de la plaie, ne peuvent s'effectuer. Aussi avons-nous systématiquement pratiqué l'obturation primitive de la plaie.

L'obturation des plaies chez les Arthropodes est un gros écueil : quand le tégument est dur, il n'est pas question d'y placer des points de suture ; quand il est mou, comme ici, il reste hétérogène : sous la cuticule, résistante malgré tout, se trouve l'hypoderme qui apparaît comme un velours extrêmement fragile, sans consistance. Or c'est de lui, de sa bonne reposition, que dépend la future cicatrisation.

Après des essais peu satisfaisants d'agrafage par de minuscules bandellettes d'aluminium, utilisées à la façon des agrafes de MICHEL, en petite chirurgie humaine, nous nous sommes arrêté à une technique d'obturation par une substance appliquée fondue, et se solidifiant par refroidissement. Les paraffines à 38-40° ont l'inconvénient — à peu près rédhibitoire pour un animal à pression sanguine élevée comme le ver à soie — de ne pas adhérer sur les surfaces mouillées. Le *mélange colophane-lanoline*, imaginé par RONDEAU DU NOYER, et bien connu des histologistes pour le lutage des lamelles dans les préparations microscopiques humides, nous a donné satisfaction.

On peut en modifier la proportion des constituants de façon à l'adapter à la dureté des téguments à recouvrir : peau de chenille, crâne de chenilles ou téguments durs des orthoptères et coléoptères, etc.

Le lut, placé dans une petite capsule au bain de sable sur une petite lampe à alcool (fig. 5) est maintenu à un état assez fluide au voisinage immédiat de l'opérateur. Le fer à luter est également maintenu à une température convenable. La goutte de lut bien fluide doit tomber sur la plaie, rapidement essorée, et la recouvrir d'un seul coup. L'adhérence est très forte et il n'est pas rare de voir, si l'opéré mue, le lut rester fixé à l'exuvie.

L'obturation pratiquée, les élastiques sont soulevés ; le ver dégagé est disposé avec précaution sur un carré de papier buvard puis transporté dans sa cage personnelle d'opéré.

Pour les connectivotomies au niveau du cou, l'élastique antérieur porte sur la région buccale et défléchit la tête de façon à tendre la région ventrale du cou. Les ganglions sous-œsophagiens et prothoraciques sont très superficiels et très proches l'un de l'autre : il y a juste entre eux la place de la pince pour saisir les connectifs (fig. 15 A et Planche II, a).

Sauf ces détails, l'opération se déroule, comme dans le cas pré-

cédent ; de même pour la résection en Abd 7 qui aboutit à l'isolement des deux derniers ganglions ventraux.

Remarque : lorsque l'opération est pratiquée très tardivement peu avant la pré-nymphe, l'opérateur constate que l'incision indi-

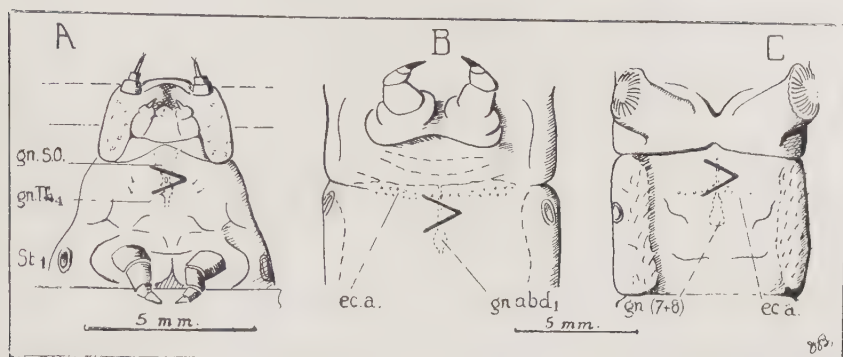


Fig. 15. — Interruption de la chaîne nerveuse.
Tracé des incisions tégumentaires chez *B. mori*.

A, dans le prothorax : *gn s-o* ganglion sous-œsophagien. — B, dans le premier segment abdominal : *e. a.* écailles argentées. — C, dans le 7^e segment abdominal.

quée en abd 6/7 lui donne accès non sur les connectifs mais sur les derniers ganglions eux-mêmes : c'est que la corde nerveuse a commencé à subir le raccourcissement qui va s'accroître au cours de la nymphe ; dans ce cas, on doit ouvrir un peu plus en avant.

§ 2. — *Compte rendu des expériences.*

a) *Histoire des opérés.*

- K33 16-7-37 Deux 37 M₂ (1) 15 j. ap. D. M. en cocon, file encore T/Th.
b. opé. (1).
17-7 nymphoïdes.
19-7 (10) sortie de son cocon, très nymphoïde, (20) = Ny incomplètement dépouillée, blessée en l'aidant, fixée.
21-7 (10) demi-dépouillée ; 23-7 mise au formol.
- K34 16-7-37 Deux 37 M₂ 15 j. ap. D. M. Th/Abd.
b. opé.
17-7 bien ; 19-7 les deux = Ny demi-dépouillées.

(1) Voir liste des abréviations, p. 17.

- 21-7 vivant; 23-7 une morte, rétractée.
 30-7 les deux : mortes. Dissection ultérieure chez la dernière : on reconnaît des sternites duveteux du papillon mort-né. Les autres régions moins nettes.
- K35 16-7-37 Un 37 M₂ 15 j. ap. D. M. Abd 6/Abd 7.
 17-7 très nymphoïde.
 19-7 = Ny, derniers anneaux non dépouillés.
 23-7 bien; 26-7 id.; 28-7 je ne la déränge pas.
 5-8 dans le cocon, un papillon vivant; pas très leste, émergé tout seul de la dépouille nymphale.
- K40 19-7-37 Trois 37 M₄-13 6 j. ap. D. M. T/Th.
 (1^o) t. b. opé., pas hémó, filière bouchée par lut.
 (2^o) t. b. opé., hémó légère.
 (3^o) t. b. opé., filière libre.
 23-7 (2^o) médiocre, (3^o) a. b.
 24-7 (2^o) desséchée en arrière, une pression fait sortir deux excréments.
 (1^o) pressée, expulse beaucoup de liquide glaireux et crotte rose (d. d.).
 26-7 (3^o) a. b. les autres mourantes.
 28-7 (3^o) chamois, flétrie; 30-7 la dernière morte.
- K41 19-7-37 Trois 37 M₄-13 6 j. ap. D. M. Th/Abd.
 (1^o) t. b. opé. pas hémó., (2^o) et (3^o) t. b. opé., légère hémó.
 21-7 ne mangent pas, défèquent normalement.
 23-7 (1^o) mange bien, (2^o) fait d. d. suivie d'un filament blanc, (3^o) blessée en la décrochant.
 24-7 (3^o) morte; 28-7 (1^o) et (2^o) vivent; 30-7 mourantes.
- K42 19-7-37 Deux 37 M₄-13 6 j. ap. D. M. Abd 6/Abd 7.
 (1^o) t. b. opé., (2^o) b. opé. mais les derniers ganglions près de la cicatrice, hémó. sec. Le soir (1^o) mange.
 21-7 (1^o) mange encore, (2^o) mourante.
 22-7 (1^o) circule; 23-7 (1^o) morte.
 Remarque : les vers du même lot, opérés le même jour en T/Th ou Th/Abd (K₄₀ et K₄₁) sont encore vivants.
- K43 19-7-37 Trois 37 M₄-12 7 j. ap. D. M. Abd 6/Abd 7.
 (1^o) t. b. opé., (2^o) t. b. opé., ggn sous cicatrice, (3^o) b. opé. section simple. Dès le soir (1^o) et (2^o) mangent gloutonnement, (3^o) continue à circuler (était très agitée).
 21-7 (1^o) ne mange plus, vomit, distendue en avant de la cicatrice, flasque en arrière; par pression on fait sortir des crottes, (2^o) bien, ne mange plus, le soir elle est gonflée en avant comme la première, (3^o) « montée ».
 23-7 (1^o) et (2^o) mortes, (3^o) survit.
 26-7 (3^o) chamois, réduite; 28-7 id.
 30-7 (3^o) = Ny, dépouillée seule sauf extrémité toute postérieure. C'est la seule qui n'ait pas mangé.
 5-8 vit; ultérieurement morte, mais papillon très net, dessous.

- K44 19-7-37 Deux 37 M₄-12 7 j. ap. D. M. Th/Abd.
 (1^o) t. b. opé., (2^o) t. b. opé. Peu mobiles, ne mangent pas, défèquent normalement.
 23-7 (1^o) bien, (2^o) bien, chamois fusiforme.
 24-7 (2^o) remue peu ; 26-7 (1^o) chamois plissée, (2^o) prény. thorax gonflé, translucide ; mouvements de fouet comme certains témoins (13 j. ap. D. M.).
 28-7 (1^o) pas encore nymphoïde, (2^o) = Ny pas dépouillée.
 30-7 (2^o) = Ny rétractée, morte, (1^o) = Ny non dép., petite taille.
 2-8 fixée.
- K45 19-7-37 Deux 37 M₄-12 7 j. ap. D. M. T/Th.
 (1^o) a. b. opé. (volet trop petit), (2^o) t. b. opé., pas d'appétit, défécation normale.
 21-7 (2^o) grasserie ? ; 23-7 (2^o) morte, (1^o) assez bien.
 24-7 (1^o) par pression postérieure : expulse excrément et liquide visqueux puis flot de liquide jaunâtre ; 26-7 morte.
- K49 20-7-37 Deux 37 M₄-13 7 j. 1/2 ap. D. M. Abd 6/Abd 7.
 opérés le soir (1^o) t. b. op., (2^o) id.
 21-7 (1^o) mange.
 22-7 (1^o) id. ; 23-7 (1^o) bien, ne mange plus, (2^o) disparue.
 26-7 (1^o) a filé un petit cocon.
 28-7 (1^o) = Ny, exuvie reste accrochée au dernier segment et non à la cicatrice ; 5-8 vit, aspect médiocre. Fixée.
- K50 20-7 37 soir Deux 37 M₄-13 7 j. 1/2 ap. D. M. Th/Abd.
 t. b. opé., petite hémopour (2^o).
 23-7 les deux bien ; 26 7 id., (1^o) chamois, en navette.
 28-7 un a fait d. d., pas encore nymphoïde.
 30-7 (1^o) nymphoïde, peau plissée.
 2-8 (1^o) = Ny, morte, (2^o) toujours larve.
- K51 20-7-37 Une 37 M₄-13 7 j. 1/2 ap. D. M. T/Th.
 t. b. opé.
 23 7 bien ; 26-7 bien, chamois.
 28-7 nymphoïde, peau plissée.
 30-7 dépouillée spontanément. Ultérieurement disséquée : papillon très net, n'ayant pu se dépouiller.
- K52 22-7 37 Deux 37 M₄-13 9 j. 1/2 ap. D. M. Abd 6/Abd 7.
 (1^o) t. b. opé., (2^o) t. b. opé., petite hémopour, deux lutages successifs.
 23-7 bien, (2^o) mange un peu.
 24-7 filent ; 26-7 (1^o) en cocon, nymphoïde (2^o) en cocon mince.
 28-7 (1^o) = Ny, (2^o) à demi-sortie de son cocon.
 30-7 les deux nymphes : dépouillées spontanément.
 2-8 vivent en cocon ; 5-8 id.
 9-8 (1^o) a donné papillon vivant (♂ probablement), dispose maladroitement son abdomen au contact d'une ♀ normale et ne peut s'accoupler.
 13-8 je le fixe ; l'autre nymphe vit toujours.
 14-8 la deuxième nymphe = papillon, belle ♀ qu'un ♂ normal féconde aussitôt.
 17-8 je la fixe après ponte.

- K₅₄ 22-7-37 Deux 37 M₄-13 9 j. 1/2 ap. D. M. Th/Abd.
 t. b. opé., hém. importante de (1°), (2°) t. b. opé., hém.
 moyenne.
 23-7 bien ; 26-7 les deux chamois.
 28-7 (2°) thorax translucide, gonflé, pré-nympe.
 30-7 (1°) nymphoïde, peau plissée ; (2°) = Ny mal dépouillée.
 5-8 une nymphe morte, l'autre vivante, fixée.
- K₅₅ 22-7-37 Deux 37 M₄-13 9 j. 1/2 ap. D. M. T/Th.
 (1°) t. b. opé., (2°) id.
 23-7 26-7 bien, plus ou moins translucides.
 28-7 (1°) = Prénympe, (2°) chamois, pas encore prénympe.
 29-7 (1°) = Ny dépouillée spontanément.
 30-7 (2°) nymphoïde.
 2-8 (2°) = Ny dépouillée spontanément mais collée à la cage. Fixée.
 (1°) disséquée ultérieurement montre papillon complet, bien
 développé à l'intérieur.
- K₅₆ 23-7-37 Deux 37 M₄-13 10 j. 1/2 ap. D. M. T/Th.
 bonne opération.
 24-7 bien.
 26-7 (1°) flasque, (2°) chamois, prénympe.
 28-7 (1°) toujours flasque mais prénympe, (2°) prénympe plus
 nette.
 30-7 (1°) et (2°) = Ny, non dépouillées, je dépouille (1°).
 5-8 (1°) morte, (2°) vit, sous la peau larvaire. Elle a vécu jusqu'au
 4 ou 5 septembre, toujours emprisonnée dans l'exuvie lar-
 vaire ; la dissection, après dépouillement tardif, a montré que
 le papillon s'était développé sous ses deux exuvies emboîtées ;
 la tête de cet imago, comprimée par le crâne larvaire, n'était
 pas très caractéristique ; cependant : antennes en cornes de
 bélier ; ailes, quoique très réduites ; duvet thoracique très
 caractéristique (Pl. I, h).
- K₅₇ 23-7-37 soir Deux 37 M₄-13 10 j. 1/2 ap. D. M. Th/Abd.
 (1°) opération laborieuse, un sériciducte sectionné, hémolégère,
 (2°) t. b. opé. très rapide.
 26-7 (1°) chamois, (2°) moins alerte ; 28-7 (1°) et (2°) nymphoïdes.
 30-7 (1°) = Ny non dépouillée, (2°) morte ; en dépouillant la nym-
 phe, je constate : a) que l'exuvie larvaire est mince et sèche
 en avant de la cicatrice, plus charnue à l'extrémité posté-
 rieure ; b) dans le segment de la cicatrice, le tergite est anor-
 mal comme si le nouveau tégument n'était pas constitué
 (déjà observé chez K₅₆) où je croyais l'avoir arraché ; c) l'in-
 testin postérieur se desquame exagérément (3 cm.) !
- K₂₅ 10-7-37 Deux 37 M₂ 10 j. ap. D. M. Th/Abd.
 (1°) et (2°) b. opé.
 12-7 vivent, remuent mais ne montent pas ; 13-7 id.
 15-7 un, ambré, a filé anarchiquement.
 17-7 (1°) = Ny dépouillée spontanément, (2°) prénympe.
 19-7 (2°) = Ny non dép. ; en l'aidant je constate sur le thorax que

l'exuvie larvaire est charnue, épaisse tandis qu'elle est sèche et fine en arrière de la cicatrice, l'ayant blessée, je la fixe.

31-7 (1°) vit dans son cocon.

2-8 t. b.; 5-8 tache mouillée à un pôle du cocon : le papillon cherche à sortir quoique toujours dans l'exuvie nymphale.

K64 25-7-37 Deux 37 M₄ 13 j. ap. D. M. Abd 6/Abd 7.

(1°) t. b. opé., hémo. nulle, (2°) b. opé. laborieuse.

26-7 bien (1°) plus grosse que (2°); 28-7 (1°) plus nymphoïde que (2°).

30-7 (1°) arquée, noirâtre; je la dépouille : peau charnue, nymphe anormale dessous, sans ailes, à peu près morte. Fixée (2°) nymphoïde, morte, ultérieurement sans devenir nymphe nette.

3. Résultats.

1° Résultats immédiats. — a) *Le manque d'appétit* est la règle, quel que soit l'emplacement de la section. Pourtant il y a des exceptions : quelques vers (5 sur une centaine d'opérés) cédant à leur voracité proverbiale ont attaqué les feuilles qu'on leur présentait. Deux (K₁₃, Abd 6/7), particulièrement gloutons, eurent, dès le lendemain, une indigestion avec vomissements et ballonnement gastrique dans la région anté-opératoire et au contraire, flaccidité, aspect déprimé en arrière de la cicatrice. Les deux vers gourmands mouraient ainsi tandis que le troisième, seul abstinent, du même groupe d'opérés, poursuivait son développement jusqu'à l'imago inclus. Un K₁₂, qui mangea deux jours de suite, eut le même sort que les précédents.

Il est probable, toutefois, que cette indigestion n'est pas inéluctable, si la nourriture est prise lentement, et en faible quantité. Ainsi le (2°) de K₃₃, Abd 6/7 a légèrement grignoté une feuille et a finalement donné un papillon.

Le (1°) de K₄₉, Abd 6/7 a mangé légèrement le lendemain et le surlendemain de l'opération, puis il a filé et donné une nymphe.

Le tube digestif fonctionnerait donc, mais au ralenti, dans le cas de section très postérieure de la chaîne nerveuse. Les 4 exceptions précédentes sont en effet *toutes* des cas de section en Abd 6/7, c'est-à-dire des sections au delà de la région occupée par l'intestin moyen.

Si nous précisons ces points c'est que la cessation de l'alimentation a, elle-même, pour les sujets, des conséquences dont nous devons tenir compte dans les discussions ultérieures.

b) L'entrée étant physiologiquement fermée, *la sortie du tube*

digestif fonctionne-t-elle? Considérant les sujets intéressants à cet égard, c'est-à-dire ceux opérés avant la dernière défécation (12^e jour), on peut répondre affirmativement puisque la majorité continue à déféquer pendant plusieurs jours, quel que soit le lieu de l'opération (T/Th, Th/Abd, Abd 6/7). Un excrément final, sableux, rosé, typique a été observé dans plusieurs cas Th/Abd. Les ganglions ter-

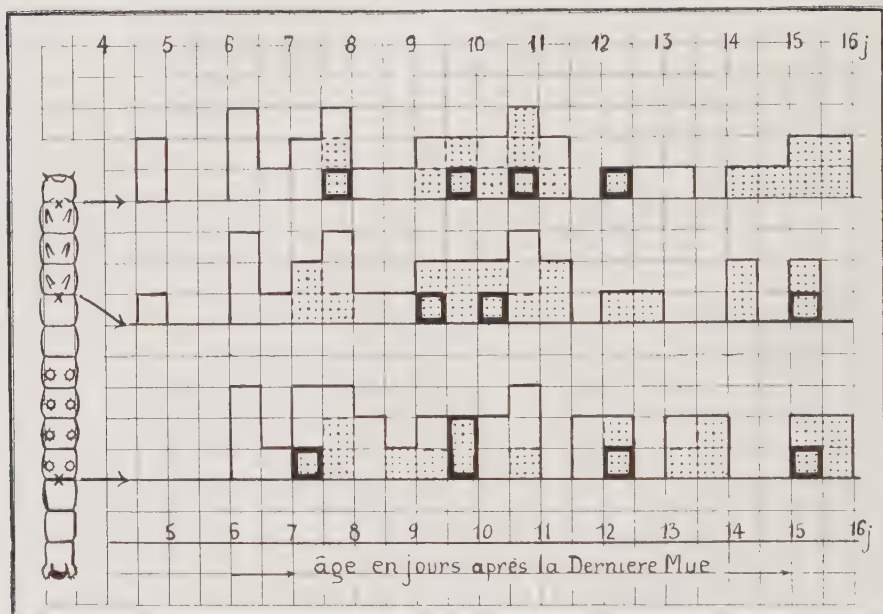


Fig. 16. — Connectivotomie chez le Ver à soie (Résultats).

Carré blanc : mort sans nymphose ; carré ponctué : opéré devenu nymphe ; carré encadré de noir : sujet devenu imago.

En haut : section de connectifs avant le 1^{er} ggn thoracique ; au milieu : section après le 3^e ggn thoracique ; en bas : section après le 6^e ggn abdominal.

minaux, même isolés du reste de la chaîne nerveuse, et le système nerveux sympathique en relation avec eux (voir Chapitre VII-A) semblent suffire pour assurer la défécation. L'intestin postérieur, très court chez le ver à soie, contient normalement un excrément dur, noir, prêt à être évacué et plus en amont, un 2^e et même un 3^e encore gris verdâtre insuffisamment déshydratés. Compte tenu du nombre d'excréments émis après l'opération par certains opérés, il est admissible que non seulement les excréments préformés soient

évacués, mais que de nouveaux arrivent à se former (et à être expulsés).

Signalons encore que plusieurs vers ont présenté une dévagination de l'intestin terminal. Ces prolapsus rectaux peuvent se rencontrer sur des vers ou des papillons, opérés (K_{60} , Abd 6/7) ou non, et ne doivent pas être considérés comme une conséquence directe, d'ordre paralytique, de la lésion nerveuse.

2° **Résultats éloignés.** — a) *Conditions d'âge permettant la métamorphose des opérés.*

D'après le graphique où sont résumés les résultats de 97 connectivotomies chez le Ver à soie, on constate : qu'avant le 7^e jour après la D. M. la section de la chaîne nerveuse empêche la nymphose.

Les possibilités de nymphose commencent le 7^e jour.

A partir du 9^e la nymphose se produit dans les trois quarts des cas. Les résultats — non plus selon l'âge mais selon la place de la section — sont, à partir du 7^e jour :

28 cas T/Th 1 (= résection entre ggn sous-œsophagien et Th₁) donnèrent 17 Ny (finalement 4 imagos).

25 cas Th/Abd (= résection entre ggn Th₃ et ggn Abd₁) donnèrent 18 Ny (finalement 3 imagos).

31 cas Abd 6/7 (= résection entre ggn Abd₆ et ggn Abd₇) donnèrent 17 Ny (finalement 5 imagos).

Il semble que la section Th/Abd soit la moins gênante pour le sujet puisqu'elle permet globalement une transformation des deux tiers des sujets en nymphes, proportion légèrement supérieure à celle des autres opérations.

La plus défavorisante paraît être — c'est surprenant — la section la plus postérieure (proportion 0,54). En revanche, c'est celle qui donne le plus d'imagos ; probablement parce que la mue nymphale, moins pénible dans ce cas, permet aux chrysalides de poursuivre leur évolution.

b) *Anomalies :*

Outre de belles nymphes d'aspect normal et spontanément dépouillées, des nymphes anormales à divers égards se produisent assez souvent.

L'exuvie, au lieu d'être mince, sèche, est *épaisse*, charnue. Nous l'avons déjà constaté chez les ligaturés. Voir L₂₇₇ ; L₂₈₀ ; L₂₈₂ ; L₂₉₁ ; etc. (Chapitre IV).

On pouvait, dans ces cas, imputer le phénomène à l'impossibi-

lité pour le sang de circuler entre les deux parties du sujet. Mais ici l'exuvie n'est parfois anormale que dans la partie antérieure ou postérieure à la lésion nerveuse, ce qui laisse supposer que la lésion du système nerveux en est la cause principale. Le système nerveux commanderait donc les modifications que doit subir le tégument avant de s'exuvier et qui consisteraient, selon certains auteurs, en une disparition de sa partie interne.

Cette couche interne ne serait pas, dans certains territoires, dissoute digérée et le serait dans d'autres, bien que tous les territoires soient baignés par un même milieu intérieur.

Nous nous bornons à constater les faits (les problèmes auxquels ils se rapportent n'étant pas le sujet de notre travail) : ils pourront compléter la documentation des auteurs qui étudient les phénomènes de l'exuviation.

Une autre anomalie, plus banale, est l'aspect rudimentaire des ailes ; fréquentes mais pas toujours coexistant avec une exuvie charnue, les ailes rudimentaires s'observent chez des nymphes dépouillées artificiellement — donc tardivement. Plutôt que la présence prolongée de la peau larvaire, les lésions de la chaîne nerveuse ventrale sont plus probablement la cause d'un développement incomplet des disques imaginaires alaires.

c) *Avenir des nymphes. Obtention d'imagos.*

L'exuviation, à la mue nymphale est souvent incomplète soit que la dépouille soit attachée au nouveau tégument nymphal par la cicatrice, soit que la nymphe, plus ou moins paralysée, ne puisse exécuter les mouvements adéquats pour se débarrasser d'une dépouille non adhérente.

Dans les deux cas, les essais de dépouillement artificiel sont généralement malheureux : on hésite à anesthésier la nymphe qui remue au moindre contact et se blesse sur les instruments qui cherchent à la dégager. Même quand cette opération longue et pénible semble avoir été réussie sans lésion il est fréquent de voir la nymphe mourir dans les 24 à 48 heures (Photo *m*, Planche I).

Nous intervenons beaucoup moins dans l'exuviation (le dépouillement) depuis que nous avons constaté que des nymphes pouvaient parfaitement vivre sans se dépouiller et finalement donner un imago, telle celle de l'expérience K₅₆ (T/Th) (Planche I, *h*). Le danger de l'asphyxie de la nymphe enfermée dans l'exuvie larvaire n'est donc pas inévitable.

L'avenir des nymphes obtenues est donc précaire ; néanmoins quelques-unes donnent des papillons vivants, ce qui prouve que les lésions nerveuses réalisées (dans certaines conditions d'âge et de lieu) permettent l'évolution complète des sujets.

d) *La survie* des opérés à l'état larvaire, quand la nymphose ne se produit pas, n'est pas très importante, même quand le sujet a atteint la taille maxima lors de l'opération. La plus grande survie observée a été de 13 jours (K_{50}), le ver était encore bien vivant quand il fut fixé.

Pour une douzaine d'opérés de chaque région la survie moyenne est en jours :

7,2 pour la section	T/Th	survie la plus fréquente :	10
9	»	Th/Abd	»
5,5	»	Abd 6/7	»

Ces chiffres ont quelque valeur du fait que nous avons réduit au minimum les facteurs extra-opératoires : on a pu remarquer à la lecture des fiches citées, que toute l'expérimentation a porté sur un très petit nombre de lots. Le même jour, des bêtes du même lot, étaient opérées, les unes en T/Th, les autres en Th/Abd, etc... et le lendemain ou quelques jours après, c'étaient encore des vers du même lot qui subissaient les mêmes opérations ; la comparaison pouvait donc s'effectuer pour une opération donnée suivant l'âge, ou pour un âge donné, suivant le siège de l'opération.

Les fiches K_{10} , K_{41} , K_{42} , sont typiques à cet égard. Les survies furent respectivement :

8, 8, 11	pour les opérés	T/Th
5, 12, 12	»	»
2, 4,	»	»

Nous retrouvons la même échelle de gravité opératoire que pour les sujets se nymphosant.

En somme, l'isolement des ganglions céphaliques (cérébroïdes et sous-œsophagien) est moins grave, contrairement à ce qu'on aurait pu attendre, que l'isolement des deux ganglions terminaux de la chaîne ventrale. Mais, nettement, de toutes, l'interruption médiane (Th/Abd) est la moins meurtrière ! La lésion, pour le système nerveux, semble être d'autant plus préjudiciable à son fonctionnement qu'elle le sépare en deux parties d'importance plus dissemblable.

C. — Recherches personnelles chez *Galleria mellonella* L.§ 1. — *Technique.*

Les sections de connectifs nerveux et les extirpations de ganglions abdominaux sont les premières expériences chirurgicales que nous ayons tentées au début de 1934. La technique indiquée pour le ver à soie est applicable. La chenille est, certes, plus petite mais la chaîne nerveuse se devine par transparence, sous les téguments surtout si l'on déplace le tissu adipeux, ici très abondant, par un massage convenable. Le lut de R. DU NOYER, utilisé comme suture, a l'inconvénient de se ramollir à l'étuve si les opérés sont maintenus comme les élevages, à 32°. Le pansement se colle alors aux parois des flacons et la chenille le perd en se débattant. C'est moins fréquent à la température de 28-29°.

Un autre procédé avait été imaginé : la chenille endormie, immobilisée, on fait à l'aide d'une aiguille emmanchée extrêmement aiguë, tenue par la main gauche, un petit trou à gauche de la ligne médiane ventrale en face de la partie du système nerveux à couper. Si le trou est assez petit, le sang ne sort pas, car le tégument de *Galleria*, normalement cireux, est bien moins « mouillable » que celui du ver à soie. Par l'orifice, on introduit alors, toujours avec la main gauche, un crochet de verre étiré ; en l'orientant convenablement et, en le faisant tourner sur lui-même au fur et à mesure qu'il s'enfonce, on va accrocher les connectifs que l'on attire au dehors en faisant subir au crochet les mêmes mouvements que pour entrer. On vérifie que le filament visqueux attiré est bien le système nerveux par la présence sur sa longueur d'un ganglion visible soit juste hors de la plaie, soit par transparence sous les téguments quand on déplace légèrement le crochet. On roule alors légèrement le manche du crochet dans les doigts de façon à tordre légèrement les connectifs et on coupe, avec les ciseaux en main droite, la boucle formée qui peut contenir, si l'on veut, un ganglion ; la technique s'appliquant aussi à l'ablation des ganglions. Un simple tamponnement avec ou sans huile goménolée empêche en général toute hémorragie et la cicatrice est minuscule.

Par ce procédé, l'opération dont l'exécution est beaucoup plus

rapide que la description, est propre et même élégante. Mais on passe des heures à préparer les crochets en verre, sans réaliser toujours la forme optimum, et ils sont très fragiles. Néanmoins avant l'utilisation systématique du lut de R. DU NOYER, ne pouvant pratiquer des incisions suffisantes au ciseau, à cause des hémorragies secondaires, ce procédé nous a permis toute une série d'ablations ganglionnaires.

§ 2. — *Compte rendu des expériences.*

a. Histoire de quelques opérés.

- Y1 1- 6-34 Trois, 3 à 4 j. ap. D. M. (avant filage); ggn Abd 2; b. opé.
 4- 6 une morte, les autres ne mangent pas, défèquent.
 8- 6 filent des toiles, des capuchons derrière lesquels elles ne se cachent pas; 10-6 id.
 12- 6 peu actives sauf si on les excite, les tém. anest. sont alors toutes en cocon, presque toutes chrysalidées.
 16- 6 deux témoins sont papillons, les opérées toujours larves.
 28- 6 une morte, le 29-6 la dernière morte aussi desséchée très réduite (survie maxima 29 jours).
 Cas semblables γ_7 , γ_8 avec survie de 20-28 j.
- Y31 11-10-34 Trois, 6 j. ap. D. M. (22 à 25 mm) en cocon depuis 1 j. Ablation du ggn Abd 2.
 12-10 une paraît avoir mangé mais probablement n'a fait que grignoter la cire.
 14-10 ont filé des toiles ou des cocons incomplets.
 18-10 deux ont un aspect dodu, se traînent maladroitement, l'abdomen paraissant passivement traîné; n'ont que 13-14 mm.
 21-10 vivent; 24-10 réagissent (11 mm.), tête assez nettement fléchie.
 26-10 une petite nymphe vivante.
 28-10 une deuxième nymphe se dépouille devant moi, la troisième est moins avancée, difforme; chaque nymphe porte son exuvie collée à l'anus.
 29-10 une nymphe est morte; le 30, la seconde morte aussi.
 3-11 la troisième larve est morte.
- Y33 29-10-34 Trois, 4 à 5 j. ap. D. M. (24 et 28 mm.) en tube, vont filer; ablation du ggn. abd 1.
 30-10 deux ont filé, cocon incomplet; la troisième plus grosse commence à peine.
 3-11 dodues, la troisième en véritable cocon avec excrément dessus; 5-11 t. b. état; 8-11 id.
 11-11 une nymphe avec exuvie accrochée à la cicatrice; je l'aide.
 12-11 une deuxième nymphe; gros retard par rapport aux témoins (voir ci-dessous).
 14-11 la première nymphe paraît morte.

- 15-11 une nymphe vivante, une larve ; 17-11 la larve a la tête fléchie.
 22-11 la 3^e = très belle nymphe, la deuxième nymphe a maintenant 10 jours.
 25-11 remue très peu ; le 28-11 probablement morte, dure. Dissection ultérieure : **papillon** mort sous la nymphe.
 Cette expérience γ_{33} a comporté deux témoins : un normal et un, ayant subi un simulacre d'opération, en Abd 5 avec section ultérieure du vaisseau dorsal. 30-10 l'opéré a filé, le 3-11 l'opéré = Ny ; 6-11 deux nymphes ; la nymphe témoin blessée. 11-11, l'opérée = **papillon**.
 Expériences analogues : γ_{15} et γ_{17} (ablation ggn 3).
- γ_{34} 29-10-1934 Une 5 j. ap. D. M. (30 mm.) avant filage. Après vain essai en Abd 2 ablation à la pince des deux derniers ganglions (7 + 8).
 30-10 a filé un gros tube.
 3-11 bien ; 5-11 t. b. en cocon ; 8-11 blessée en rouvrant cocon, elle est nymphe incomplètement dépouillée.
 Expériences semblables : γ_{35} : nymphoïdes à tête fléchie obtenus.
- γ_{36} 13-11-1934 Deux, 1 à 2 j. ap. D. M. (18 mm.) ggn Abd 7 + 8.
 14-11 une morte avec eschare.
 17-11 l'autre morte survie maximum 4 jours.
- γ_{37} 13-11-1934 Deux, 2 à 3 j. ap. D. M. (21 mm.) ggn Abd 7 + 8.
 15-11 une en tube, une dans la cire (phototropisme encore négatif).
 17-11 seule celle en cocon vit ; 22-11 id.
 24-11 morte, non disséquée. Survie 10 jours.
 cas analogue γ_{43} : ablation ggn Abd₁ ; 2 j. ap. D. M.
 Photographié (Planche II, l) 25 j. ap. opé.

Par conséquent l'ablation d'un ganglion abdominal quelconque Abd 1, Abd 2, Abd 7 + 8, n'empêche pas systématiquement la métamorphose comme l'ont cru MÉTALNIKOV et K. KROUKOWSKY.

Pour un dernier âge de 9 à 10 jours (temp. 30°) l'ablation n'empêche la métamorphose que si elle est pratiquée avant le 4^e jour. Passé cette date, on obtient des nymphes qui peuvent même donner des papillons (Sur 35 opérés : 12 nymphes et un papillon).

Nous avons pratiqué aussi quelques connectivotomies.

- *8 bis 15-6-1934 Une 3 à 4 j. ap. D. M. Abd 1/2.
 15-6 vit, défèque ; 20-6 cocon.
 4-7 vit, toujours larve en cocon ; 7-7 morte. Survie 22 jours.
- *9 cas semblable, id. survie 27-28 j.
- *16 27-7-1934 a donné Ny. Photo d'un cas analogue (Planche II, k).
- *22 12-6-1934 Deux 2 à 3 j. ap. D. M. Abd 6/7.
 14-6 Je n'en trouve qu'une et à côté le crâne et quelques débris de l'autre : dans le local bien fermé aucune chenille étrangère

n'est rentrée : les *Galleria* connectivotomisées peuvent donc manger au moins d'autres chenilles !

18-6 toujours belle, a filé.

19-6 noirâtre, morte ultérieurement.

Dans un cas semblable où j'avais donné volontairement une chenille d'*Achroia*, en pâture à une opérée précoce (2 j. D. M.), la nymphose s'est produite.

Les résultats des connectivotomies sont donc très analogues à ceux de l'ablation d'un ganglion.

β. Résultats chez *Galleria*.

Les résultats des neuroganglionectomies et ceux des connectivotomies pratiquées chez *Galleria* sont analogues à ceux des mêmes opérations pratiquées chez le Ver à soie.

L'action, plus ou moins empêchante suivant l'emplacement de l'interruption de la chaîne nerveuse, est ici moins nette, le nombre d'expériences étant moindre (50) et parce que certains opérés réussissent à manger (au moins des nourritures molles : autres chenilles).

A la différence des Vers à soie, les *Galleria* opérées peuvent manger ; il ne faut pas tenir compte, à notre avis, du grignotage de la cire : les *Galleria* sont de véritables rongeurs s'attaquant même aux métaux tendres (étain, aluminium) pour se frayer un passage ; il est possible que les seuls grignotages de cire constatés n'ont pas été suivis d'ingestion, mais le cannibalisme a été constaté chez les opérés (voir observation x_{22}) et cet instinct a été utilisé pour les nourrir.

La défécation a lieu normalement, généralement (de rares cas de rétention).

La survie est proportionnellement beaucoup plus prolongée que chez *Bombyx mori* puisque le dernier âge de *Galleria* dure la moitié de celui de *Bombyx* tandis que la survie des opérés est le double. Elle paraît, chez *Galleria* aussi, conditionnée par le siège de l'opération : 20-28 j. pour Abd 4. — 10-12 j. pour Abd 7/8.

Comme pour *B. mori*, se produit une grosse mortalité des nymphes au moment de la mue nymphale.

D. — Résultats d'ensemble et discussion.

Les résultats précédents contredisent ceux de KOPEC : il n'est pas indifférent, pour la suite de son évolution, qu'une chenille ait son système nerveux ventral coupé : Tout dépend de l'époque de la section et, à un degré moindre, du siège de la section.

Dans les deux cas particuliers (7^e et 10^e jour) où KOPEC s'est placé, l'inutilité du système nerveux paraît évidente mais cela ne permettait pas de généraliser à tous les autres cas (chenilles plus jeunes). Il est vraisemblable qu'une expérimentation plus importante aurait fourni à KOPEC, chez *Lymantria*, les mêmes résultats que la nôtre, chez le Ver à soie, les deux Lépidoptères étant zoologiquement et biologiquement assez voisins.

La discussion des travaux de METALNIKOV et K. KROUKOWSKY sera facile puisque nous avons utilisé le même animal d'expérience.

Il est vraisemblable qu'ils ont traité des chenilles au voisinage de leur maximum de taille, c'est-à-dire vers le 4^e ou le 5^e jour après la dernière mue. Dans ces conditions, leurs résultats sont en opposition complète avec les nôtres. Il est logique de penser que les résultats négatifs de M. et K. K. sont dus à des brûlures par contact ou à des lésions provoquées par rayonnement, dans d'autres organes que les ganglions nerveux.

D'une part, la métamorphose n'est pas toujours empêchée ; d'autre part, en ce qui concerne la hiérarchie des ganglions, c'est dans la région thoraco-abdominale, selon nos expériences, que la lésion du système nerveux est la moins perturbante.

Nous concluons donc, que les lésions du système nerveux ventral empêchent la métamorphose si elles sont pratiquées sur des chenilles ayant franchi depuis trop peu de jours leur D. M. (6 j. pour le Ver à soie, 3 j. pour *Galleria*).

Peut-on en fournir une explication ?

Point capital : les vers opérés ne mangent pas. Dans les rarissimes exceptions signalées, le peu de nourriture absorbée par ceux qui n'en sont pas morts est négligeable. On peut admettre que les opérés qui se nymphosent avaient acquis les matériaux alimentaires qualitativement et quantitativement suffisants pour le faire.

Il faut donc, avant tout, comparer aux résultats des sections de chaîne nerveuse, ceux du jeûne simple.

Chez le ver à soie, la superposition est assez frappante.

Dans ces conditions, il serait intéressant de pouvoir nourrir artificiellement des chenilles. On pourrait alors opérer peu après leur dernière mue des sujets voués, sans cela, à une inanition rapide.

Malheureusement, étant donné la voracité des vers à soie au dernier âge, il faudrait les gaver ce qui, en admettant qu'on utilise une technique non vulnérante et efficace, les tuerait à coup sûr d'indigestion si on en juge par la mort rapide des opérés qui ont fait spontanément un ou deux repas (au lieu de 4 à 6 quotidiens normalement).

Galleria peut parfois se nourrir d'autres chenilles plus petites et blessées (*Achroia* au dernier âge de préférence), mais l'avantage est peu important, car cette espèce peut cesser de manger très précocement (2 j. ap. D. M.) et nous n'avons observé qu'un trop petit nombre de cas d'opérés précoces ainsi alimentés pour pouvoir conclure à l'invalidité complète de l'intégrité du système nerveux ventral.

L'interruption de la chaîne nerveuse, avec ou sans ablation de ganglions, a des répercussions variées qui avaient été jusqu'ici méconnues; elle empêche en particulier la métamorphose si elle est pratiquée en période d'alimentation indispensable ou au début de la période d'alimentation facultative, et si le sujet ne peut s'alimenter suffisamment après l'opération.

Comparaison des résultats des sections de la chaîne nerveuse et des ligatures.

Dans les phénomènes observés après ligature par un fil, suivie ou non de séparation entre les deux parties formées, quelle part revient à l'interruption nerveuse qu'on réalise ainsi?

La section T/Th correspond à la décapitation; les limites de précocité des deux opérations sont voisines chez le Ver à soie la décapitation, plus mutilante, exigeant un âge minimum un peu plus élevé que la neuro-section.

La section Th/Abd a une limite de précocité analogue à la section T/Th tandis que la ligature en exige une beaucoup plus tardive.

Comme les sections Th/Ab ou Abd 6/7 ne donnent pas de dinymphes, ce n'est pas la lésion du système nerveux qui est la cause

de la formation des demi-nymphes par les ligatures dans les mêmes régions. Et d'autre part, le facteur tardif du 12^e au 14^e jour, envisagé pour expliquer le cas de certains ligaturés, ne paraît pas utiliser le système nerveux ventral comme conducteur.

Le système nerveux joue cependant un rôle dans la dissemblance que présentent les deux fragments d'une ligature, en particulier dans l'aspect différent que présente parfois l'exuvie, puisque nous avons constaté cette différence chez quelques neuro-sectionnés.

CHAPITRE VI

ÉCÉRÉBRATION

A. — HISTORIQUE.

KOPEČ; KÜHN et PIEPHO; FLAGGE.

B. — RECHERCHES PERSONNELLES (*BOMBYX MORI* ET *LYMANTRIA DISPAR*).

1. — *Techniques* (p. 96).

2. — *Compte rendu des expériences*.

α. Histoire des opérés (*B. mori*) (p. 98).

β. Résultats (p. 100).

γ. Cas de *Lymantria dispar* (p. 101).

C. — RECHERCHES PERSONNELLES (*GALLERIA MELLONELLA*).

1. — *Technique* (p. 102).

2. — *Compte rendu des expériences*.

α. Histoire des opérés (p. 103).

β. Résultats (p. 104).

D. — DISCUSSION GÉNÉRALE DES RÉSULTATS (p. 105).

E. — CONCLUSION DU CHAPITRE (p. 108).

A. — Historique.

POLIMANTI (1906-1907) semble être le premier à avoir électivement détruit des ganglions nerveux chez des chenilles (vers à soie), mais sa technique, insuffisamment développée, ne lui a pas permis des conclusions précises au sujet des ganglions cérébroïdes.

Stefan KOPEČ ayant mis au point des techniques meilleures, réussit l'ablation chirurgicale des ganglions de la chaîne ventrale et aussi celle des cérébroïdes.

Il avait d'abord en vue, ainsi qu'en témoignent ses premières publications, le rôle du système nerveux dans la locomotion des chenilles et des imago; ensuite, les relations entre les différentes parties de ce système nerveux et l'alimentation, la défécation, les fonctions sexuelles et les métamorphoses (KOPEČ, 1912 et 1916).

Relativement aux métamorphoses, il a développé à plusieurs reprises les conclusions qu'il pensait pouvoir déduire de ses expériences.

Après avoir cru que « la métamorphose des Lépidoptères est complètement indépendante du fonctionnement du système nerveux » (1912), KOPEC exprime, en 1917, une opinion différente sur les effets produits chez l'adulte de *Lymantria dispar* par des mutilations nerveuses chez la chenille : « la fonction spécifique du cerveau larvaire est de provoquer et de régler dans l'organisme le début des processus histologiques qui sont caractéristiques du stade de transformation en chrysalide ».

Sur 25 larves ♀ de *Lymantria dispar* écerébrées le 3^e jour après la D. M., trois seulement devinrent pupes après 12,5 à 16,5 jours. Les autres vécurent, jusqu'à 31 j., sur leurs réserves graisseuses (elles ne mangèrent pas).

Sur 16 témoins du même âge, avec lésion analogue de la tête, mais sans enlèvement du cerveau, 13 étant laissées sans nourriture, devinrent nymphes après 6,5 à 12 jours ; les autres moururent. Sur 18 chenilles ♀ normales prises en observation le 3^e jour, ap. D. M. « 100 p. 100 » devinrent chrysalides après 6,5 à 13 jours.

Les larves dont le ganglion sous-œsophagien est enlevé se comportent, en général, normalement. Des larves privées de 1 à 3 ganglions du thorax ou de l'abdomen deviennent pupes au même moment dans les parties antérieures et postérieures. »

De ces résultats, KOPEC conclut que l'influence observée pourrait être attribuée à des processus chimiques : « le cerveau aurait, en conséquence, à jouer le rôle d'un organe à sécrétion interne, produisant peut-être la tyrosinase signalée par DEWITZ (1905) ».

Pour que le stimulus cérébral soit efficace, il faut que l'organisme ait atteint un certain état physiologique pour pouvoir répondre à l'excitation.

D'autre part, quelques jours avant la chrysalidation, le cerveau a suffisamment agi pour que la pupaison et la formation de l'imago puissent s'accomplir sans lui. En effet, l'ablation du cerveau, le 10^e jour après la V^e et dernière mue, des chenilles ♀ (nombre non précisé) n'empêche pas la métamorphose.

KOPEC indique ensuite les résultats d'expériences de greffes, etc... qui peuvent fournir des arguments en faveur d'actions hormonales diverses mais ne donnent pas la preuve que cette, ou ces, actions soient d'origine cérébrale. Nous les exposerons et discuterons plus loin (dernier chapitre).

Dans le mémoire (1922) complétant sa note de 1917, il n'est plus du tout question du 3^e jour après la métamorphose mais du 7^e, alors que les expériences, présentées sous forme de tableaux, paraissent être strictement les mêmes que celles indiquées dans la note préliminaire de 1917 ainsi qu'on en peut juger : il y a toujours 25 ♀ écerébrées et les chrysalides obtenues se produisent après les mêmes laps de temps indiqués dans la note : 12,5 à 16 jours après l'opération ; mais au lieu de 3, c'est 5 chrysalides qui sont inscrites.

Les opérés de contrôle sont toujours au nombre de 16 avec les mêmes délais pour la chrysalidation. Le nombre des opérés après le 10^e jour est, cette fois, précisé : 15 écerébrations ayant donné 12 Ny (4/5) et 8 imagos.

Enfin, dans des articles ultérieurs (1924, 1927), KOPEC décrit, à la suite d'expériences non chirurgicales, l'influence du jeûne intermittent (1924) et de l'apport des vitamines (1927) sur le développement des insectes. Ces recherches, à l'occasion desquelles KOPEC revient sur l'action sécrétoire du cerveau, ne sauraient constituer une preuve de l'action spéciale du cerveau dans la métamorphose : un corollaire ou une application ne pouvant jamais remplacer une démonstration directe.

Dans l'article de 1924, il dit lui-même : « la théorie sécrétoire de la métamorphose ne sera pas bien assise jusqu'à ce que nous réussissions à trouver dans la structure du cerveau une base adéquate à la théorie. Un grand appui pourrait être apporté par des résultats positifs de transplantation du cerveau ou d'injections d'extraits de cet organe à des sujets écerébrés ».

Cette restriction tardive, si justifiée, étant donnée, le petit nombre d'opérations qui sont à la base de sa théorie, n'empêche point KOPEC d'utiliser celle-ci pour expliquer d'autres expériences, comme si elle était irréfutablement établie.

D'autres questions ont occupé KOPEC par la suite et, à notre connaissance, aucune expérience de cet auteur n'est venue confirmer sa théorie : celle-ci séduisait les biologistes qui l'admettaient sans essayer de la vérifier.

Il faut arriver à 1936 pour que, à peu de temps d'intervalle, la question soit reprise expérimentalement par KÜHN et PIEPHO chez *Ephestia*, par nous-même chez *Bombyx mori* et *Galleria* puis par PLAGGE (1938).

De 200 écerébrations environ (nombre exact non précisé) effectuées sur *Ephestia*, KÜHN et PIEPHO concluent, eux aussi, que le cerveau produit une hormone au cours d'une « période critique » qui débiterait après le changement de couleur du corps (du rose au jaune pâle verdâtre) au début de la migration des pigments ocellaires. Le cerveau ne serait plus nécessaire pour la métamorphose, quand les taches ocellaires ont abandonné les lentilles chitineuses.

La durée du dernier âge des *Ephestia*, dans les conditions d'élevage, la place occupée par la période critique précitée dans le cours de ce dernier âge, ne sont pas indiquées.

PLAGGE (1938) expose des expériences analogues dont les premiers résultats avaient fait l'objet d'une note en 1935 (CASPARI und PLAGGE). Elles ont porté sur des larves de Sphingides.

Les résultats de ces écerébrations et leur concordance avec ceux de ligatures discutés au chapitre IV du présent mémoire n'apporteraient pas d'argument nouveau décisif si les quatre auteurs n'avaient pratiqué des greffes de cerveau combinées à des éceré-

brations. Nous en reparlerons car, dans quelques-uns de ces cas, la métamorphose a pu se produire (voir Chapitre XI-A, § 5).

B. — Recherches personnelles chez *Bombyx mori*
et *Lymantria dispar*.

Nous avons réalisé l'ablation des ganglions cérébroïdes chez trois espèces de chenilles : chez *Galleria mellonella* en 1935, chez *Bombyx mori* en 1936 et 1937 et chez *Lymantria dispar* en 1937.

Nous décrirons dans ce sous-chapitre l'expérimentation sur le Ver à soie, la plus abondante, et dirons quelques mots de celle sur *Lymantria*.

§ 1. — *Technique* (Voir aussi chapitre I-B).

Pour nos premiers essais chez le Ver à soie, et pour toutes les opérations chez *Lymantria dispar*, nous avons employé, à peu de chose près, la technique mise au point spécialement pour *L. dispar* par KOPEC (1912 et 1916).

A cette technique, trépanation vertexiale, nous avons substitué, pour le Ver à soie, une technique par voie occipitale. Le sujet est placé, sur la plaque opératoire, allongé sur le ventre, l'extrémité abdominale étant la plus près de la concavité du pied du microscope (tandis que dans la technique de KOPEC, c'est l'extrémité céphalique de la chenille qui est près de cette concavité).

La tête est maintenue au centre du champ du microscope par deux élastiques, un passant sur le front et un autre formant garrot un peu en arrière de la nuque. Le crâne du Ver à soie est assez souple, surtout dans la région choisie ; il se laisse couper au ciseau sans s'effriter, si l'on opère avec soin.

a) *Protocole opératoire type* (fig. 17 et 26).

On découpe donc un volet losangique irrégulier dont le côté gauche et antérieur (distal pour l'opérateur) servira de charnière ; sur la ligne médiane les ciseaux doivent couper en profondeur l'endocrâne : on soulève alors le volet et on coupe juste le nécessaire des muscles masticateurs à droite, on les respecte à gauche. Le rabattement du volet les étire, mais ne les casse pas tous, de sorte que le volet reste fortement attaché au crâne.

On voit alors, en profondeur, un plancher musculaire (muscles du labre) interrompu sur la ligne médiane; par cette fente on peut apercevoir les parties renflées des cérébroïdes pigmentés de beige. En écartant ces muscles et en appuyant légèrement la tête sur la plaque d'opération, les cérébroïdes font saillie au-dessus du plan musculaire qui continue à protéger l'œsophage. On soulève leur partie postérieure et, avec les ciseaux, on coupe les racines du collier péri-œsophagien, les nerfs du labre et du ganglion frontal. Et les ganglions cérébroïdes sont extirpés.

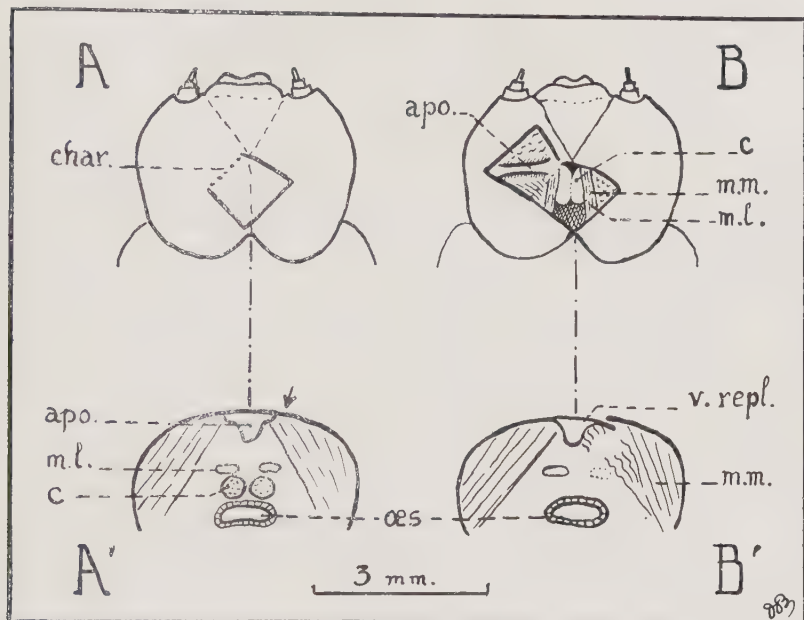


Fig. 17. — Ecérébration chez *B. mori*. Incisions craniennes.

A, Contour du volet. *char.* côté servant de charnière. — A', coupe schématique de la tête avant l'ouverture.

B, Volet relevé, crâne ouvert. — B', coupe schématique de la tête après l'opération et la fermeture de la plaie.

m. l. = muscles labraux ; *c.* = cérébroïdes ; *œs.* = œsophage ; *m. m.* = muscles masticateurs ; *apo.* = apophyse.

On ramène alors le volet crânien sur l'orifice en lui faisant dépasser légèrement, vers l'intérieur, le niveau de cet orifice. On arrive alors assez facilement à l'y enclasser, les bords du crâne recouvrant légèrement le volet en certains points. Le plus souvent aucun artifice supplémentaire n'est nécessaire. Si l'hémolymphe a une tendance à suinter, on peut passer lentement un fer à luter, chaud au rouge sombre, à 1 ou 2 millimètres au-dessus du volet : on voit le sang se coaguler. Il ne faut pas toucher le crâne car la brûlure provoque immédiatement des mouvements, des contractions musculaires qui font saigner davantage.

Dans un cas sur 20, il nous a été nécessaire, le volet s'appliquant mal ou étant brisé, d'utiliser une goutte de lut colophano-lanoline, comme nous l'indiquons au chapitre des sections nerveuses.

L'opéré est ensuite libéré de ses liens et placé avec beaucoup de précautions sur du papier buvard-filtre ; il est marqué et la fiche opératoire est rédigée.

b) Suites opératoires.

Généralement sans complications. Il ne faut pas toucher les opérés, les premiers jours, pour éviter les hémorragies secondaires, car, sitôt réveillés, ils présentent une hyper-réflexivité très nette, se cabrant au moindre choc imprimé à la table où sont posées leurs cagettes grillagées. Ces opérés doivent être enfermés, plus soigneusement que d'autres peut-être, car ils sont très vagabonds ; la rencontre en chemin de la nourriture les laissant parfaitement indifférents, ils effectuent des randonnées désordonnées et finissent par être perdus.

§ 2. — *Compte rendu des expériences.*

a. Histoire de quelques opérés.

- E₃ 25-10-36 Deux 36 M₃f² (1) 12 j. à peine ap. D. M.
 29-10 t. b., un tem. anest. (1), maintenu sur la plaque d'opération autant que les opérés, se dispose à filer.
 31-10 témoin dodu, les opérés évoluent aussi vers la nymphose.
 2-11 témoins et opérés = Ny ; un des deux opérés s'est dépouillé entièrement seul, s'est d'ailleurs blessé à la tête (cicatrice trop fraîche a cédé). Je dépouille la 2^e.
 9-11 collées à leurs cocons par de petits suintements d'hémolymphes.
 12-11 paraissent mortes.
 cas analogue : photo l, Planche I.
- E₄ 25-10-36 Deux 36 M₃l² 11 j. ap. D. M. bonnes odérations.
 29-10 bien, part. ant. dressée.
 4-11 je dégage la plus grande = Ny.
 7-11 la petite se dépouille = Ny ; la première collée.
 9-11 réagissent peu ; 11-11 mortes.
- E₁₀ 27-10-36 Deux 36 M₃e² 12 j. 1/2 ap. D. M. (cf. L₃₆).
 29-10 très bien ; 31-10 (10) jaunit.
 2-11 prénympe ; 4-11 je la dépouille.
 7-11 la nymphe remue faiblement, (20) morte : larve.
 9-11 Ny morte.

(1) Voir liste des abréviations, page 17.

- E41 27-10-36 s. Quatre 36 M₃g² 13 j. 1/2 ap. D. M. filent la bourre depuis la nuit précédente.
 29-10 bien qu'en cage, une s'est échappée, je la retrouve.
 31-10 = trois nymphes, j'en dépouille deux complètement, la 3^e en avant seulement (les capsules craniennes caduques où l'on voit la cicatrice sont conservées : Photo f, Planche II).
 2-11 (1^o) Ny bien, (2^o) Ny morte, j'achève le dépouillement de (3^o), (4^o) morte : larve ; 4-11 (1^o) vit toujours, (3^o) morte ; 9-11 id.
 14-11 vit toujours (15^e jour de nymphose).
 22-11 morte, rétractée, excavée ventralement en arrière des ailes peu développées. Pas de papillon dessous.
- E19 30-10-36 s. Trois 36 M₃g²-25 4 j. ap. D. M.
 31-10 vivent (1^o) a. b.
 2-11 tous morts.
- E20 30-10-36 s. Trois 36 M₃h²-15 12 j. 1/2 ap. D. M. commencent à filer la bourre. Bonnes opérations.
 31-10 vivent bien ; 2-11 deviennent translucides.
 4-11 à 14 h. une se dépouille seule devant moi, les deux autres pas.
 7-11 j'aide à peine les deux autres = Ny.
 9-11 les deux nymphes aidées sont mortes, l'autre vit.
 12-11 vit, le 14-11 : morte (après 10 jours de nymphose). Je la fixe, je la sectionne pour la fixer : le cœur bat encore.
- E28 3-11-36 s. Trois 36 M₃x²-16 encore mobiles dans leur cocon, tête non fléchie.
 4-11 évoluent vers la nymphose.
 7-11 (1^o) se dépouille seule, (2^o) sur le point, peau plissée.
 8-11 (3^o) = Ny aussi.
 12-11 (3^o) a tête collée, (2^o) fragments d'exuvie adhérent sous le thorax ; 14-11 vivent.
 22-11 s. (2^o) paraît morte, (3^o) morte (collée), (1^o) grande vit (15-16^e jour de nymphose) ; 13-12 est encore nettement vivante.
 19-12 je constate l'émergence spontanée de la tête du papillon ; le lendemain, comme il a fait peu de progrès, je l'aide, il ne déplie pas ses ailes.
 23-12 à 14 h. il est mort. Je le fixe.
 La nymphose a duré 40 jours, la température du local était voisine de 18°.
- E30 5-11-36 Deux 36 M₃x² 13 j. 1/2 ap. D. M. commencent à filer le cocon (1^o) a. b. opé., lut nécessaire.
 7-11 (1^o) évolue vers la nymphose, (2^o) id.
 9-11 (1^o) dépouillée spontanément, (2^o) peau plissée.
 12-11 (1^o) a exuvie accrochée à l'arrière, (2^o), aidée, a saigné et s'est collée, vit encore ; 14-11 vivent ; 16-11 s. (2^o) fixée, (1^o) bien ; 18-11 id.
 22-11 la nymphe survivante (1^o) remue spontanément (14^e j. de la nymphose).
 8-12 30 j. ap. mue nymphale paraît morte (température peu élevée).
 13-12 je la dissèque, le papillon vivant est dessous. Je le fixe.

- E35 29-5-37 Trois 37 D-22 7 j. ap. D. M.
Très bonnes opérations, crâne bien restitué (coag. au fer chaud), cerveau conservé au formol.
3-6 (1°) ridée en avant, les deux autres, très bien, vagabondent.
6-6 (1°) recroquevillée réagit faiblement.
8-6 (2°) morte 10 j. ap. opération; 9-6 toutes mortes.
- E36 30-5-37 s. Deux 37 D-27 3 j. après D. M. b. opé. cerveau conservé.
3-6 (1°) bien, un mort ratatiné.
6-6 le 2^e mort, flasque. Crâne gardé pour la cicatrice.
- E43 5-6-37 Deux 37 D-25 11 j. ap. D. M., (1°) opération en 5 minutes, coag. au fer chaud comprise, anesthésie légère, (2°) opération en 4 m., cerveau extrait par pression.
6-6 t. b.; 8-6 (2°) jaunâtre.
10-6 (2°) filage désordonné; 11-6 (2°) nymphoïde.
14-6 (2°) = Ny non dépouillée, je l'aide, (1°) = Ny morte non dép. masquée par grande quantité de liquide exuvial brun.
16-6 les deux mortes.

β. Résultats.

Ces histoires, on le voit, sont assez banales : les opérés vivent sur leurs réserves. La survie à l'état larvaire — quand l'opération ne déclenche pas une indigestion ou ne favorise pas une autre maladie — peut atteindre 12 jours. Elle est d'autant plus prolongée que le sujet a été opéré plus près de sa taille maxima.

Le graphique (fig. 18) résume les résultats d'ensemble. On voit qu'on a obtenu :

à partir de 43 vers âgés de 1 à 9 j. ap. D. M.	0 Ny
» 28 » 9 à 11 j.	» 5 Ny (1/5)
» 43 » 11 à 16 j.	» 36 Ny (5/6)

Avant le 9^e jour révolu, l'ablation du cerveau interdit la métamorphose.

C'est manifestement pendant la période 9-11^e jour que le ver à soie acquiert un état physiologique qui lui permet ensuite de se passer des cérébroïdes.

9 j. 1/2 est un âge minimum, car les expériences E₃₂ et E₃₃ ont été réalisées avec des sujets plutôt légèrement en avance sur le développement normal.

γ. Cas de *Lymantria dispar*.

Ces faits sont en accord avec ceux publiés par KOPEC (1922) pour *Lymantria* et avec les résultats de notre propre expérimentation sur cette espèce.

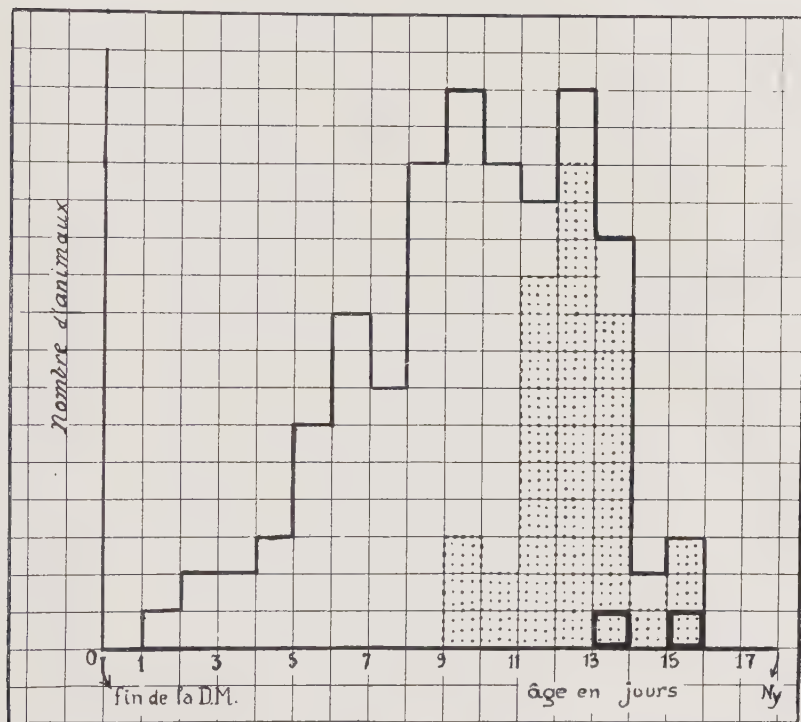


Fig. 18. — Ecérébration chez le Ver à soie (Résultats).

Carré ponctué : opéré devenu nymphe ; carré encadré de noir : opéré devenu imago.

L'âge des 40 chenilles ♀ opérées s'échelonnait de moins de 1 jour à 14 j. ap. D. M. Les deux nymphes et le papillon obtenus provenaient de chenilles écérébrées après le 10^e jour révolu.

Des survies à l'état larvaire, d'une manière générale plus longues que chez le ver à soie, ont été observées pour des opérations pratiquées même précocement : deux opérées le 3^e jour ap. D. M. ont survécu 10 et 11 jours !

C. — Recherches personnelles sur *Galleria mellonella*.

La chenille de *Galleria* est beaucoup plus petite que les deux types précédents ; au cours du dernier âge, sa taille passe de 18-19 mm. à 28-30 mm., son crâne n'a guère plus de 2 mm. L'opération d'écérébration est donc singulièrement plus délicate à réaliser. Nous l'avons réussie dans 30 cas.

§ 1. — Technique.

Au début nous avons pratiqué des incisions vertexiales. *Galleria* saigne moins que le Ver à soie mais son crâne, dur, se brise facilement, de sorte qu'il est impossible de conserver le volet relié au

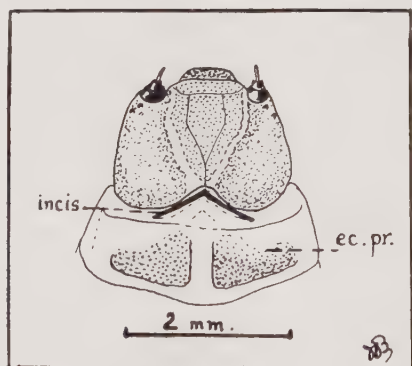


Fig. 19. — Ecérébration chez *Galleria* (Technique).

La tête doit être légèrement protractée. *ec. proth.* = écusson prothoracique ; *incis.* = incision.

reste du crâne par une charnière ; ce volet, une fois enlevé, doit être conservé à l'abri de la dessiccation (par exemple en chambre humide en présence de Ringer). KÜHN et ΠΙΕΡΡΟ conseillent, pour *Ephestia*, des trépanations ponctuelles préliminaires, afin de limiter les incisions craniennes.

Par la suite, nous avons adopté une voie d'accès très postérieure (fig. 19) : l'incision, franchement nucale, est pratiquée dans les plis de la peau molle, immédiatement en arrière du crâne. L'avantage

de cette voie d'accès est la conservation de l'intégrité cranienne, en particulier de l'endocrâne, et celle des muscles masticateurs. Seuls, doivent être coupés deux troncs trachéens et deux muscles longitudinaux (muscles du labre). L'œsophage est bien visible et peut être ménagé. Les cérébroïdes sont assez facilement accessibles par cette voie si la tête est bien fléchie sur le thorax.

La cicatrisation se fait très bien.

Les avantages de cette dernière technique nous ont conduit à en essayer l'application au Ver à soie, mais le cerveau de ce dernier nous a paru moins facile à extirper dans ces conditions que chez *Galleria*, et c'est pourquoi nous avons adopté finalement, chez le Ver, le procédé intermédiaire du volet crânien occipital.

Le déchet opératoire, presque nul chez le Ver à soie, est, chez *Galleria*, assez notable.

§ 2. — *Compte rendu des expériences.*

a. Histoire des opérés.

- ε2 21- 9-1935 Deux 3 j. ap. D. M. 24 mm.
 (1°) écusson foncé, opé. laborieuse hém. sec., (2°) b. opé.
 actives, essai d'alimentation de (1°); 27-9 vivent.
 1-10 (1°) morte : survie 10 j., 2-10 (2°) moins active, 19 mm.
 4-10 réagit; 5-10 morte, 15-16 mm. survie 15 jours.
- ε3 23- 9-1935 mat. Deux 7-8 j. ap. D. M. (en cocon).
 (1°) 17 mm. écusson clair a. b. opé. plaie pansée avec
 pellicule de cire, (2°) 15 mm. écusson foncé t. b. opé.
 (incision très post.) pas hém.
 24- 9 remuent, nymphose approche.
 25- 9 (2°) = Ny normale. Le soir, (1°) id. mais ne peut se dépouiller.
 26- 9 les deux paraissent mortes. P. post. dégagée mais crâne lar-
 vaire resté soudé par la cicatrice.
- ε3 2-10-1935 Deux 7-1/2 j. ap. D. M., 18-19 mm. en cocon dep. 2 j.
 t. b. opé. pour les deux, hém. faible; réfection cranienne
 convenable.
 4-10 Une, foncée dans tiers antérieur.
 6-10 le brunissement gagne vers l'arrière, tête nettement fléchie,
 la tête se détache = Ny, l'autre, active.
 10-10 la seconde, 14 mm., tête légèrement fléchie; 12-10 mortes.
- ε7 2-10-1935 Trois 5 j. ap. D. M. 26-27 mm. (taille max.) commencent
 à peine à filer, t. b. opé.
 4-10 bien; 6-10 id., très actives.

10-10	(1°) 24 mm. tête peu fléchie, (2°) 22 mm. tête demie-fléchie, (3°) 20 mm. écusson foncé, tête bien fléchie (1°) et (2°) anest. en vue de transfusions (non effectuées).
11-10	toutes très actives; 14-10 t. b.
18-10	t. b. circulent longueur 20 mm., 19 mm., 19 mm.
21-10	vivent; 24-10 réagissent très peu, une marche encore.
28-10	(1°) seule survit (13 mm.); 30-10 marche.
1-11	morte (Survies: 23 et 29 jours!).
ε31	cas analogue: photo p, Planche II.
εf6	2-10-1935 Deux 4 j. ap. D. M. 22-25 mm. (1°) extirpation des cérébroïdes remis ensuite dans le crâne. (2°) cerveau délabré <i>in situ</i> (belle larve de 28 mm.).
4-10	bon état.
6-10	marchent, paraissent se diriger, (1°) a très petite cicatrice, pièces buccales très bon état, (2°) coagulum d'hémolymphé masquant partiellement la bouche.
10-10	t. b. état 19 et 26 mm. (en 8 jours la réduction a été faible) (1°) tête infléchie.
11-10	bon état; 14-10, 18-10 id. (18 mm. et 21 mm.).
24-10	14 mm. et 16 mm.; 28-10 12 mm. toutes les deux tête fléchie.
30-10	une morte (11 mm.); 1-11 (1°) morte 10 mm. Survie 28 et 30 jours.

β. Résultats.

Pour pouvoir se métamorphoser, la chenille de *Galleria* a besoin de son cerveau jusque vers la fin du filage du cocon. Et ce n'est pas par inanition, que les écérébrations plus précoces (quand la taille maxima est atteinte et à *fortiori* au début du filage), empêchent la nymphose puisque cette espèce peut se contenter d'une période alimentaire réduite à 2 jours (chap. III, § 3). Nous avons vu aussi que la dernière défécation ne se produit que longtemps après (3 j.) la fin de la période alimentaire.

Chez *Galleria*, l'âge critique d'écérébration précède de peu la d. d. Toutefois, exceptionnellement, des flexions céphaliques (début de nymphose?) ont été observées tardivement après des écérébrations pratiquées chez des chenilles ayant juste atteint la taille maxima. Nous n'avons pas établi encore le degré des changements internes réalisé dans ce cas, ni leur déterminisme.

D. — Discussion générale des expériences d'écérébration.

Les graphiques (fig. 18, 20 et 21) permettent de comparer les résultats de nos expériences chez *B. mori* et *G. mellonella*.

On voit que chez le 1^{er}, les âges critiques respectivement relatifs au jeûne (7-8 j. ap. D. M.), aux interruptions de la chaîne nerveuse ventrale (8 j.), aux écérébrations et aux ligatures de tête (8-9 j.) s'harmonisent logiquement. Chez *Lymantria*, les faits, selon les expériences de KOPEC et les nôtres sont semblables.

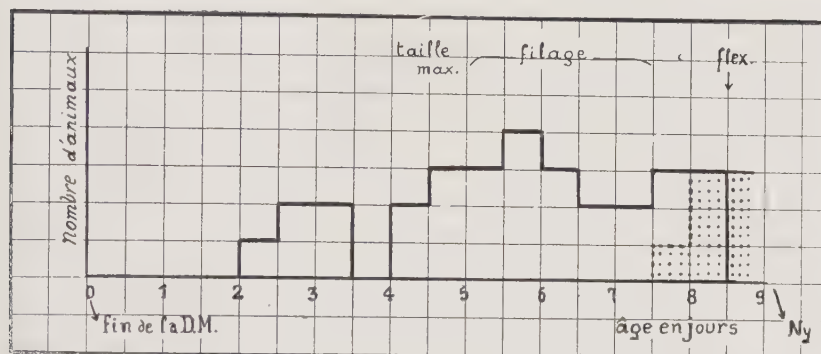


Fig. 20. — Ecérébration chez *Galleria mellonella* (Résultats).

En ponctué : les cas qui ont donné des nymphes. *Flex* : époque de la flexion céphalique.

Pour *Galleria*, ce qui frappe aussitôt c'est combien est tardif, comparé à celui des sections de la chaîne ventrale et à celui du jeûne, l'âge critique de l'écérébration et des ligatures de tête. On ne peut s'empêcher de penser que ce dernier paraît en relation avec l'époque de la dernière défécation dans le cours du dernier âge.

A ne considérer que le Ver à soie, on pouvait croire que l'écérébration ne réalisait qu'un cas particulier d'inanition, mais le comportement différent de *Galleria* est là pour nous faire envisager une autre interprétation.

L'absence du cerveau troublerait aussi le développement de l'animal par la perturbation apportée dans l'assimilation des aliments déjà ingérés avant l'opération. Ce serait une façon simple d'expliquer qu'un animal disposant de son cerveau peut se nymphoser

après une durée restreinte d'alimentation et qu'il ne peut le faire, après une durée d'alimentation bien plus importante, si le cerveau lui manque. Les différences constatées entre Ver à soie et *Galleria*

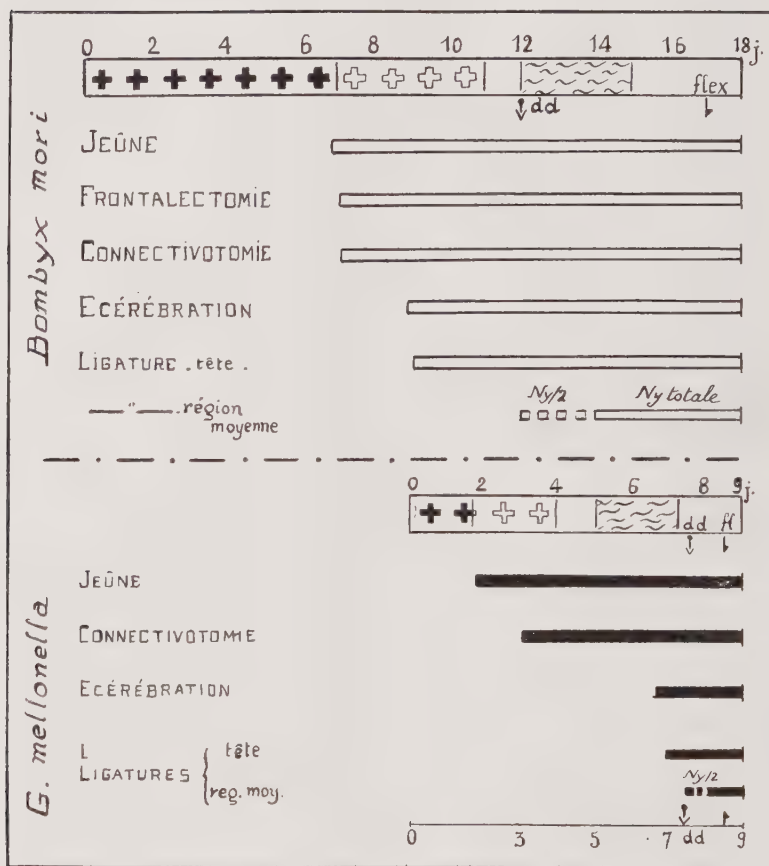


Fig. 21. — Ages critiques (âges opératoires minimums compatibles avec la nymphose) relatifs à diverses opérations chez *B. mori* et *G. mellonella*.

pourraient être la conséquence de leurs vitesses différentes d'assimilation.

Chez *Galleria*, une nourriture, lente à digérer (d. d. apparaissant tardivement après la cessation de l'alimentation), nécessiterait une présence plus prolongée du cerveau; on comprendrait, du même

coup, l'impossibilité d'obtenir, chez cette espèce, des nymphes acéphales après des ligatures précoces.

Chez le Ver à soie, la brièveté du décalage (1 à 2 j.) entre l'âge critique du jeûne et celui de l'écécération (période utilisée pour assimiler les matériaux nutritifs précédemment absorbés) s'explique puisque la dernière défécation se produit rapidement (24 heures) après la cessation normale de l'alimentation. Les ébauches de métamorphoses, exceptionnellement observées chez des *Galleria* plus précocement opérées seraient le fait d'une assimilation individuelle plus rapide ou d'une nourriture plus favorable (car il ne faut pas oublier que l'on ne sait pas exactement ce que mange *Galleria* ! voir mise au point de HAYDAK, 1936 et BOUNHIOL, 1938).

Pour le Ver à soie, comme pour *Galleria*, il est intéressant de noter que le cerveau n'est pas nécessaire à l'accomplissement des phénomènes se déroulant *après* la dernière défécation et qui, nous l'avons vu à propos des ligatures, conditionnent l'obtention des demi-nymphes. Nous insistons sur ce point, car la plupart des auteurs paraissent confondre l'âge critique, permettant l'obtention de nymphes écécérées ou acéphales et celui permettant d'obtenir des demi-nymphes, soit parce que l'espèce étudiée par eux présente, par hasard, une superposition de ces deux âges, soit parce que leur expérimentation n'a pas porté sur toute l'étendue de son dernier âge.

Si l'on tient compte des remarques précédentes, *Ephestia* paraît ressembler beaucoup plus à *Galleria* qu'à *B. mori*. Selon KÜHN et ΠΙΕΡΗ (1936) la ligature de tête ou l'écécération dès le début de la migration ocellaire (« 2^e classe d'âge ») permettent la nymphose dans 40 0/0 des cas tandis que dans un paragraphe ultérieur ils signalent que chez des chenilles de la « 2^e classe » ligaturées au milieu du corps (segment non précisé), les parties postérieures persistent à l'état larvaire et les parties antérieures meurent, la plupart du temps, rapidement : seules 14 0/0 ont donné des demi-nymphes. Les auteurs ne peuvent « dire sur quoi repose la sensibilité de la partie antérieure à cet âge, peut-être est-ce le fait que le contenu de l'intestin est retenu et empoisonne les bêtes ». Mais ils n'indiquent pas le moment où *Ephestia* libère définitivement son intestin ! ce qui aurait pu aider l'interprétation et diriger de nouvelles expériences (1).

Si la même ligature est placée pendant la « 3^e période » un quart des sujets donne des nymphes totales (avant et arrière), la moitié donne des demi-nymphes.

(1) Ayant eu l'occasion d'observer quelques *Ephestia Kühniella* nous avons constaté que la migration ocellaire ne commençait qu'une fois le filage terminé. Il nous a bien semblé qu'à ce moment l'évacuation intestinale était terminée. En somme, grosses ressemblances avec *Galleria*.

Ainsi, en lisant attentivement le mémoire de ces auteurs, nous remarquons la nécessité d'un décalage d'une « classe d'âge » pour avoir des résultats comparables après une ligature céphalique et après une ligature médiane. Le fait important est qu'après des ligatures placées pendant la période (2^e-3^e classes) la partie antérieure d'une chenille d'*Ephestia* se nymphose si elle est séparée de la tête mais en continuité avec la partie postérieure, et qu'elle ne le fait pas si, au contraire, elle est en continuité avec la tête et séparée de la partie postérieure. Nous avons signalé le même fait à propos des ligatures de Ver à soie et il n'est guère en faveur, soit dit en passant, de l'écoulement d'une hormone céphalique vers l'arrière.

Les résultats obtenus par PLAGGE (1938) en écerébrant plusieurs centaines de chenilles de Sphingides ne fournissent pas d'éléments nouveaux susceptibles de modifier les conclusions précédentes. L'âge critique chez *Deilephila euphorbiæ* se situerait au moment où la chenille cesse de manger pour s'enfoncer en terre, soit 7 à 8 jours après la D. M. à 22-23°.

Ce critère de la cessation de la nourriture n'est pas très sûr ainsi que nous l'avons montré pour d'autres espèces, précédemment (chapitre II-B). PLAGGE remarque, du reste, comme KÜHN et PIEPHO, que la nymphose ne se produit qu'un temps très variable après cette époque, ce qui laisse penser qu'à ce moment les sujets n'ont pas tous atteint un stade également proche de la nymphose, et les résultats des opérations peuvent en être faussés.

En somme, les Sphingides se comportent comme les Bombycides *L. dispar* et Ver à soie. Pour s'assurer que l'influence, qu'il estime être une sécrétion cérébrale, ne provenait pas des *corpora allata*, PLAGGE a vérifié que l'absence ou la présence de ces organes accrochés aux cerveaux enlevés ne modifiait pas les conséquences habituelles de l'écerébration.

Nous montrerons plus loin que c'était superflu.

E. — Conclusion.

1° Les résultats des écerébrations pratiquées chez différentes espèces sont superposables : un âge minimum est nécessaire, passé lequel l'écerébration n'empêche pas la métamorphose.

2° L'inutilité plus ou moins précoce du cerveau, variable suivant les espèces, paraît dépendre moins de l'inutilité plus ou moins précoce de l'alimentation, que de la rapidité et de la facilité plus ou moins grande du métabolisme digestif.

3° Les résultats des écérébrations n'expliquent pas tous ceux des ligatures : en particulier, l'âge critique d'écérébration est, chez certaines espèces, beaucoup plus précoce que l'âge critique de l'obtention des demi-nymphes. Les phénomènes envisagés au chapitre des ligatures, comme permettant l'obtention des demi-nymphes, peuvent s'accomplir chez des sujets écérébrés bien plus précocement.

CHAPITRE VII

ABLATION DU GANGLION FRONTAL

(Frontalectomie).

A. — LE SYSTÈME NERVEUX SYMPATHIQUE : HISTORIQUE, RAPPEL ANATOMIQUE.

B. — RECHERCHES PERSONNELLES.

§ 1. — *Technique* (p. 115).

§ 2. — *Compte rendu des expériences.*

α_1 . Histoire des opérés. *Lymantria dispar* (p. 117).

α_2 . Histoire des opérés. *Bombyx mori* (p. 118).

β . Résultats : 1^o bénignité relative de l'opération (p. 120); 2^o existence d'un âge critique, passé lequel on obtient une forte proportion de Nymphes (p. 120); 3^o dépouillement spontané (p. 121); 4^o faible développement des ailes (p. 121).

C. — DISCUSSION, p. 122.

L'âge critique est le même que celui trouvé pour le jeûne et la connectivomie. Il est différent de ceux de l'écérébration et des ligatures.

D. — CONCLUSION, p. 124.

L'idée d'enlever le ganglion frontal nous a été suggérée par deux sortes de considérations.

Tout d'abord, le facteur nymphogène antérieur mis en évidence *grosso modo* par quelques ligatures et imputé à une action cérébrale par KOPEC, pourrait être dû à un autre organe céphalique dont le fonctionnement serait perturbé par l'enlèvement du cerveau.

D'autre part, en ce qui concerne sa propagation, les expériences de sections nerveuses ont montré assez clairement que ce facteur antérieur n'a pas besoin de la chaîne ventrale pour se propager. Cette propagation ne s'effectuerait-elle pas par les filets sympathiques qui courent sur, ou même dans, la paroi du tube digestif et dont le principal est le nerf récurrent, issu du ganglion frontal ?

Les travaux antérieurs, tout au moins chirurgicaux, sont rares. FAIVRE (1864) a observé pendant plusieurs heures, sur des *Dytiques*

viviséqués, les troubles de la déglutition, du péristaltisme œsophagien et stomacal, dus à la section des connectifs cérébro-frontaux et du nerf récurrent. GJERSBERG (1928) a coupé les nerfs labro-frontaux pour étudier le rôle du sympathique dans l'homochromie.

Du reste, nous avons constaté combien l'étude du sympathique chez les insectes était lacunaire. Avant d'aborder le point de vue chirurgical, il nous paraît bon de résumer l'état de nos connaissances dans ce domaine.

A. — Système nerveux sympathique.

Le système nerveux sympathique des Insectes est très anciennement connu : nous ne ferons point l'historique de son étude : on pourra l'établir d'après les ouvrages généraux anciens de HENNEGUY (1904), BERLESE (1909) et d'après la mise au point de DE LERMA (1937).

Nous prendrons pour base la description soignée qu'en a faite HANSTRÖM (1928) dans son ouvrage fondamental sur le système nerveux des Invertébrés et nous la modifierons en fonction des découvertes récentes.

Le système nerveux sympathique des Insectes comprendrait (fig. 22) :

1° *Le système stomato-gastrique (ou frontal)*. — Partant du tritocerebrum, deux nerfs labro-frontaux aboutissent au *ganglion frontal* d'où part, vers l'arrière, le *nerf récurrent* qui innerve directement, ou par l'intermédiaire de ganglions spéciaux, la plus grande partie du tube digestif postérieure au cerveau ; la partie la plus postérieure est innervée par le système caudal dont nous parlerons plus loin. Nerfs labro-frontaux, ganglion frontal et nerf récurrent existent chez tous les insectes.

Chez la plupart des insectes, le nerf récurrent aboutit, dans la région occipitale, à un *ganglion hypocérébral* représenté dans certains cas (larves de *Aeschna*) par un simple amas impair de cellules ganglionnaires. Le ganglion hypocérébral existerait, d'après ORLOV (1924), chez les Orthoptères et chez les larves de Coléoptères *Oryctes* et *Geotrupes*. Très petit chez les Blattidés, il ferait défaut chez *Dytiscus* ; à sa place on trouve chez le Ver à soie un amas de cellules ganglionnaires (KUWANA, 1935).

Du ganglion hypocérébral part, soit un nerf impair continuant en quelque sorte le nerf récurrent soit une paire de nerfs, s'étendant vers l'arrière le long de l'intestin moyen et se terminant dans un ganglion (ou une paire de ganglions), *ganglion ventriculaire ou stomacal* qui, par conséquent, est tantôt impair, tantôt pair (Coléoptères déjà cités, Chironomides).

En dehors des trois types de ganglions décrits et qui tous, sont intimement appliqués à la paroi dorsale du stomodeum on a décrit

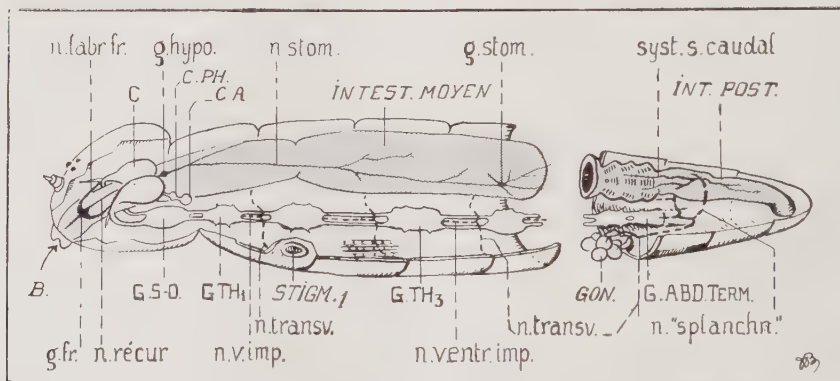


Fig. 22. — Schéma perspectif d'une chenille théorique montrant le système nerveux sympathique et les territoires qu'il dessert.

En blanc (abréviations en majuscules) le système nerveux central : C : cérébroïde droit ; G. ABD. TERM. = ganglion abdominal terminal.

En noir (abréviations en minuscules) les systèmes sympathiques : 1^o sous-intestinal, en trait discontinu ; 2^o sus-intestinal, en traits continus.

n. labr. fr. = nerf labrofrontal ; *n. v. imp.* = nerf ventral impair ; *n. transv.* = nerf transversal ; GON = gonade ; B = bouche ; C. PH = corps pharyngien (pour les autres abréviations voir le texte ou page 17).

chez les Orthoptères et d'autres groupes une ou deux paires de ganglions auxiliaires (ganglions intestinaux antérieur et postérieur de HOFER (1887) latéralement placés par rapport au ganglion hypocérébral et, paraît-il, reliés à lui et au cerveau. Les ganglions intestinaux antérieur et postérieur ont été aussi respectivement appelés ganglions pharyngiens antérieurs et postérieurs ou bien ganglions angéiens et ganglions trachéens.

C'est sur ces ganglions et leur rôle possible que les idées ont le plus évolué depuis quelques années. Depuis MEINERT (1860) jusqu'à NABERT (1913) une suite de travaux embryologiques et histologiques avaient établi que les prétendus « ganglions » pharyngiens

postérieurs ne renfermaient point de cellules ganglionnaires à l'intérieur ; leur origine embryonnaire ectodermique était vérifiée, mais leur nature non nerveuse, n'en était pas moins certaine : leur structure était glandulaire. Dès lors, les histologistes leur attribuèrent définitivement le nom (d'ailleurs créé par HEYMONS, 1899) de *corpora allata*, nom qui rappelle la translation que subit leur ébauche au cours du développement de l'embryon des insectes.

Dans ces dernières années, la question a été reprise, presque simultanément dans plusieurs pays, avec des méthodes histologiques et cytologiques précises par DE LERMA (1932-1933), par WIGGLESWORTH (1934), PFLUGFELDER (1937).

Tous concluent que les C. A. sont des organes à sécrétion interne. Le « climat » de la recherche scientifique est, il est vrai, éminemment favorable aux interprétations de cette nature, mais, remarquons-le, beaucoup de ces auteurs ont indiqué comme preuves du rôle physiologique de ces organes, non pas des arguments d'ordre physiologique, mais des constatations d'ordre histologique, ce qui paraît insuffisant.

Quel que soit le rôle des *corpora allata*, il semble bien que les termes de ganglions trachéens, ganglions pharyngiens postérieurs doivent être rayés de la nomenclature.

Pour les ganglions pharyngiens antérieurs, l'unanimité est moins grande : DE SINETY (1901) avait déjà des doutes sur leur rôle nerveux, KÜHNLE (1913) et ZAWARZIN (1916) ne peuvent le préciser davantage. ALEXANDROWICZ (1926) a étudié, chez *Periplaneta*, les innervations du cœur et ne mentionne pas une liaison entre les nerfs du cœur et le système nerveux stomatogastrique.

DE LERMA (1933-1936-1937) met en évidence des sécrétions intracellulaires et extra-cellulaires et conclut qu'il s'agit, pour ces organes, de glandes endocrines qu'il appelle *corpi faringei*, corps pharyngiens.

PFLUGFELDER (1937) les appelle *corpora cardiaca* à cause de leur voisinage avec l'aorte ; il y trouve à la fois chez *Dixippus* des cellules ganglionnaires et des cellules osmiophiles, très probablement sécrétoires ou excrétrices.

Les figures fournies par DE LERMA pour *Gryllotalpa*, et celles de PFLUGFELDER relatives à *Dixippus*, montrent des dispositions différentes des mêmes constituants. Les corps pharyngiens et les C. A. sont moins rapprochés de la ligne médiane chez *Gryllotalpa* que

chez *Dixippus* mais dans les deux cas le ganglion hypocérébral existe et envoie des nerfs aux *corpi faringei* ou aux *corpora cardiaca*.

Par conséquent, la description de SNODGRASS (1935) n'est pas admissible. Cet auteur, qui limite la description du sympathique au système stomato-gastrique, dit que le ganglion hypocérébral, qu'il appelle occipital, est tantôt impair, tantôt pair; il décrit d'abord une chenille (espèce non précisée), probablement d'après une étude originale personnelle puisqu'il n'indique pas la source de sa documentation; or, les prétendus ganglions occipitaux décrits et figurés, ressemblent étrangement, comme forme et comme rapports, aux ganglions pharyngiens décrits par les anciens auteurs chez ces mêmes bêtes. Les C. A. ne sont pas malheureusement décrits ni figurés ce qui aurait permis une certitude plus grande. Le nerf récurrent est indiqué, dépourvu de relais ganglionnaires dans cette région, mais NABERT avait noté chez *Pieris brassicae*, un minuscule ganglion occipital, sous le cerveau, sur le trajet du nerf récurrent. DE LERMA indique pour les Coléoptères aquatiques *Hydrophile*, *Dytique* et pour la Guêpe, une trace de ganglion hypocérébral (petit épaississement du nerf récurrent).

SNODGRASS décrit ensuite l'organisation correspondante d'un Acridien où il n'y aurait qu'un ganglion occipital et qui innerverait les C. A. En fait, la disposition peut être interprétée tout autrement : la masse dite occipitale est constituée par la coalescence des deux *corpi faringei*, auxquels sont normalement rattachés les C. A., mais, ainsi qu'il ressort des figures très claires de PFLUGFELDER, le ganglion hypocérébral est sous cette masse.

A notre avis, SNODGRASS ne doit pas être suivi dans sa tentative de grouper sous un même nom nouveau des organes différents, ceci pour deux raisons :

1° une raison anatomique ; s'il est vrai que le système pair (ganglions pharyngiens) est souvent bien développé quand le système impair l'est très peu (et inversement), nous venons d'indiquer que les deux systèmes peuvent parfaitement *coexister* chez le même animal : le ganglion hypocérébral n'est donc pas la réduction en une masse unique des différentes parties du système pair.

2° une raison histophysiologique : le ganglion hypocérébral a une structure ganglionnaire, tandis que le système pair a une structure toute différente, non seulement dans la paire postérieure (*corpora allata*), mais aussi, nous venons de le voir, dans la paire antérieure (corps pharyngiens).

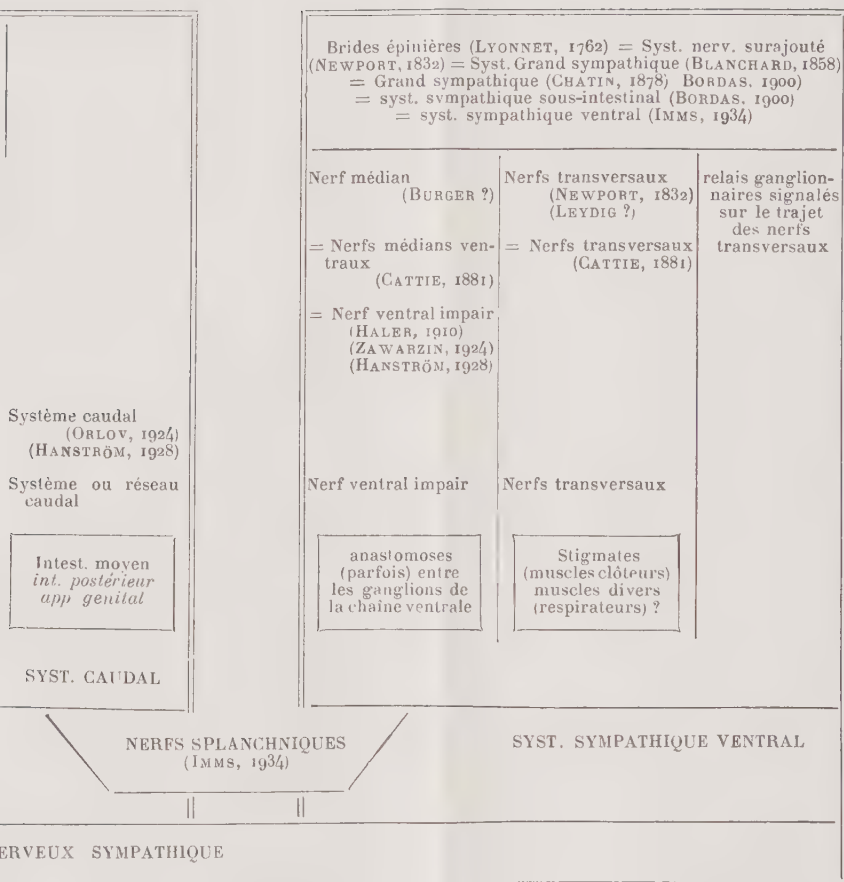
Quant au terme de système stomodéal adopté par SNODGRASS, il nous paraît moins bon que celui de stomatogastrique ou de frontal, car le mot stomodéal laisse supposer que ce système n'innerve que les territoires de l'intestin antérieur (*stomodeum*), alors que nous avons vu que, d'après ORLOV, les territoires innervés par le système

Tableau
des constituants du système

Système nerveux des viscères (MÜLLER, 1828) = Système vague (NEWPORT, 1832) = Syst. stomatogastrique
= Syst. nerv. de la vie végétative (BLANCHARD, 1868) = Syst. nerv. sympathique supra-intestinal (BORE)

Système nerveux des viscères (MÜLLER, 1828) = Système vague (NEWPORT, 1832) = Syst. stomatogastrique = Syst. nerv. de la vie végétative (BLANCHARD, 1868) = Syst. nerv. sympathique supra-intestinal (BORDAS, 1900)			
PARTIE PAIRE		PARTIE IMPAIRE	
(LYONNET, 1762) ganglions viscéraux (MÜLLER, 1828) = ganglions intestinaux (HOFER, 1887) = ganglions latéro-pharyngiens ou pharyngiens (BORDAS, 1900)		ganglion frontal (LYONNET, 1762) = ganglion buccal (BORDAS ? 1900) ou <i>ganglion frontal</i>	
ganglions antérieurs = gangl. angéien (?)	ganglions postérieurs = gangl. trachéen (?) = <i>corpora incerta</i> (MEINERT, 1860) = <i>ganglia allata</i> (HEYMONS, 1895) — <i>corpora allata</i> (HEYMONS, 1897-99) (JANET, 1898) (DE SINETY, 1899) = <i>corpora allata</i> (NABERT, 1913) (DE LERMA, 1932) (WIGGLESWORTH, 1934) = <i>corpi faringei</i> (DE LERMA, 1935) = <i>corpora cardiaca</i> (PFLUGFELDER, 1937) = <i>corps pharyngiens</i>	ganglion frontal Nerv vague impair (NEWPORT, 1832) = N. œsophagien impair (CATTIE, 1881) = <i>Nervus recurrens</i> (CATTIE, 1881) <i>Nervf récurrent</i> (?) Nervf récurrent	ganglion œsophagien ou hypocérébral (BORDAS, 1896 à 1900) = gangl. œsophagien (ORLOV, 1924) = <i>g. hypocérébral</i> (DE LERMA, 1932 ; PFLUGFELDER) = gangl. occipital (SNODGRASS, 1935) gangl. hypocérébral
		lèvre supérieure, œsophage antérieur, etc... ?	innervation de : œsophage
			œsophage, etc. ?
SYSTÈME au moins partiellement ENDOCRINIEN		SYSTÈME NERVEUX STOMATO-GASTRIQUE	
		SYSTÈME SYMPATHIQUE DORSAL	
		Inhibition de la métamorphose. Induction de la Mue ?	
		Le groupement et les noms N. B. — Dans les cartouches on a in Les dates et les noms d'a	

N. B. — Dans les cartouches on a indiqué les dates et les noms d'auteurs, mais que nous n'avons pas cherché à vérifier.



haut — le groupement et les noms modernes en bas
 effectuées ou les territoires desservis par les parties correspondantes.
 s que des repères et ne représentent pas les éléments d'une priorité
 assement.

fronto-récurrent s'étendent, sans qu'on puisse rigoureusement indiquer leur limite, jusqu'au niveau de l'intestin postérieur qui, lui, dépend du système sympathique caudal dont nous allons maintenant parler.

2° *Système sympathique caudal*. — Ses filets initiaux (nerfs splanchniques, IMMS, 1934) partent des derniers ganglions abdominaux et fournissent des nerfs pour les organes sexuels et l'intestin postérieur. KUWANA (1935) a décrit ce système chez le Ver à soie.

Enfin, dans le paragraphe relatif à la chaîne ventrale, HANSTRÖM décrit le « nerf ventral impair » qui n'est le plus souvent qu'une succession de tronçons nerveux, émergeant de chaque ganglion ventral, et se bifurquant au voisinage du ganglion suivant, vers l'arrière, en nerfs latéraux destinés aux stigmates; parfois, après cette bifurcation, le nerf impair continue et pénètre dans le ganglion immédiatement postérieur à celui dont il est parti.

CATTIE (1881) avant TICHOMIROV (1912) avait décrit ce nerf, connu dès le XVIII^e siècle, et ses terminaisons périphériques chez plusieurs Lépidoptères, chenilles et adultes.

Ces nerfs qui, histologiquement, sont mixtes (deux fibres motrices, deux fibres sensibles en général), ont été depuis longtemps à cause de leur situation, comparés au Grand Sympathique des Vertébrés.

Le tableau synoptique ci-annexé donne un aperçu, vraisemblablement incomplet, de la synonymie qui a contribué à obscurcir les publications sur le Sympathique des Insectes, et indique le classement moderne des constituants de ce système.

B. — Recherches personnelles.

Nous avons réussi l'ablation du ganglion frontal ou frontalec-tomie chez *Lymantria dispar* et chez *Bombyx mori*.

§ 1. — *Technique commune.*

Le sujet anesthésié est fixé sur la plaque d'opération, comme pour une écérébration par voie antérieure, c'est-à-dire couché sur le ventre, tête levée légèrement et tournée face à l'opérateur. Le

ganglion frontal, souvent difficile à voir (n'ayant qu'un dixième de millimètre de diamètre), se trouve à 1 millimètre en avant du cerveau sur la face dorsale de l'œsophage buccal (fig. 22, 23, et Planche II, *h*).

L'incision consiste à découper un volet débordant, sur les côtés, les limites du clypeus et longeant en avant l'insertion du labre ; cette ouverture limitée laisse protégés les cérébroïdes et intacts,

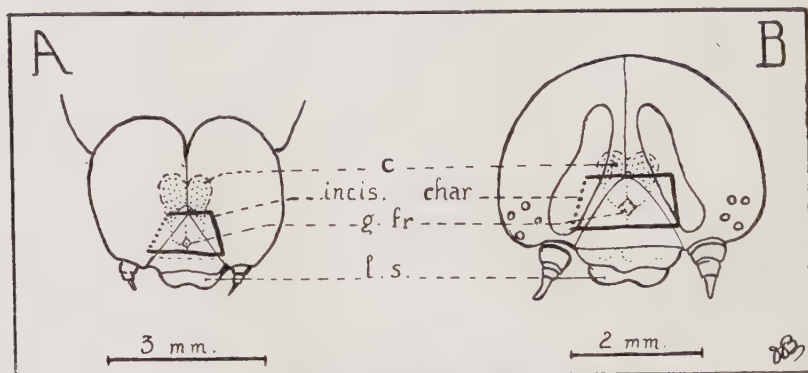


Fig. 23. — Frontalectomie (Incisions).

A, B. mori ; *B, L. dispar* : *char.* côté servant de charnière ; *l. s.* lèvre supérieure. En pointillé le système nerveux : *c.* = cérébroïdes ; *ggn. fr.* = ganglion frontal.

les muscles masticateurs ; on peut même respecter les deux muscles labraux (fig. 26).

On saisit un des nerfs labro-frontaux près du ganglion frontal et on soulève le ganglion qu'on isole en coupant d'abord l'autre nerf labro-frontal — aussi loin que possible des cérébroïdes, pour respecter les connectifs périœsophagiens — puis le nerf récurrent ; enfin le nerf labro-frontal pincé, est coupé entre la pince et les cérébroïdes de façon à pouvoir porter le ganglion frontal sur une lame de verre et vérifier la réalité de l'ablation au microscope. La réfection crânienne s'effectue comme après l'écérébration. Le lutage avec le lut de R. DU NOYER, presque toujours nécessaire chez *Lymantria* à cause de la friabilité du crâne, est utile chez le Ver à soie.

§ 2. — *Compte rendu des expériences.*

21. *Expérimentation chez Lymantria.* — 27 opérations ont été réalisées chez des chenilles ♀ âgées de 2 à 13 jours après la V^e et dernière mue.

Ces opérations ont constitué la période d'essai de la technique : un tiers des opérés sont morts d'hémorragies secondaires. Une dizaine ont survécu longtemps.

Voici quelques renseignements sur ces opérés.

£6 28-5-37 soir Deux 37 B-25 3 à 4 j. ap. D. M.
 (1^o) longue anesthésie, bon volet, t. b. opé. ganglion vérifié sur lame, lut un peu chaud, (2^o) anesthésie normale, t. b. opé. lut, ganglion conservé monté.
 31-5 vivent assez bien, ne mangent pas.
 1-6 id. ; 2-6 id.
 6-6 état médiocre ; 10-6 mortes ; survie 10 jours environ.

£7 26-5-37 soir Deux 37 B-23 5 à 6 j. ap. D. M.
 (1^o) t. b. opé., réveil rapide, ggn gardé, lut, (2^o) t. b. opé. assez longue anesthésie, lut, ggn gardé sur lame.
 31-5 vivent ; 1-6 id., ne mange pas ; 2-6 id.
 4-6 une a filé et a la forme en crosse.
 6-6 (1^o) = Ny, mais n'a pu dégager complètement sa tête.
 10-6 la nymphe vit, l'autre morte, survie 9 à 10 j. ap. D. M.
 15-6 la nymphe vit, morte ultérieurement sans donner papillon (conservée, photo j, Planche I).

La mue nymphale s'est produite le 13-14^e jour ap. D. M. ce qui est plus précoce que pour les témoins (en général 15-16 j.) mais 13-14 est aussi l'époque de la mue nymphale des jeûneurs auxquels il faut plutôt comparer les opérés.

£8 28-5-37 Deux 37 B-20 8 1/2 à 9 j. ap. D. M.
 (1^o) t. b. opé. anesthésie faible, réveillée à la fin de l'opération. ggn gardé, (2^o) t. b. opé., lut, ggn conservé.
 31-5 vivent ; 1-6, 2-6 bien, une a filé, l'autre a légèrement grignoté une feuille.
 6-6 (1^o) = Ny, (2^o) morte ; 10-6 Ny vit, je l'aide sans la blesser.
 15-6 vit, ultérieurement a donné papillon.

£12 6-6-37 Une 37 B-23 9 j. ap. D. M. B. opé. muscles du labre respectés, ggns vérifié sur lame, lut.
 2-6 bien ; 6-6 très bien, remue vigoureusement mais ne mange pas.
 10-5 vit encore, remue.
 15-6 morte sans avoir mangé, conservée pour dissection ; survie 10 à 12 jours (photo k, Planche I).

- 415 6-6-37 Deux 37 B-26 11 j. ap. D. M. un témoin file.
 (1°) hémo. lut, (2°) t. b. opé. ggn vu au micro, pas de lut.
 10-6 (1°) morte, flasque, (2°) = Ny à demi dégagée.
 15-6 vit, j'essaye de dégager sa tête de la dépouille qui la gêne, je ne la blesse qu'au moment de l'enlèvement de la capsule céphalique et du déchaussement des pattes antérieures. Dans la tête larvaire on ne trouve que des tissus desséchés, nécrosés; pas de trace de tête de nymphe décollable de la capsule, la tête s'arrache même et l'œsophage paraît béant; je fixe la nymphe; en la coupant au rasoir, je constate qu'au niveau de l'abdomen les tissus sont encore frais.

Ainsi, les chenilles frontalectomisées ne mangent pas, ce qui confirme le rôle du ganglion frontal dans la déglutition des aliments. On peut donc s'attendre à ce que, seules, se métamorphosent celles opérées après la période d'alimentation indispensable. En fait, les trois nymphes obtenues provenaient de chenilles opérées respectivement 6 j., 8 j. et 11 j. après la V^e et dernière mue.

22. *Expérimentation sur le Ver à soie.*

L'âge des vers, au moment de l'opération, s'échelonne de 1 à 15 jours après la dernière mue.

L'ablation a été réussie dans 40 cas : 13 d'entre eux (1/3) se nymphosèrent; ils avaient tous été opérés passé le 7^e jour après leur D. M.; sept de ces nymphes fournirent des papillons.

Voici le compte rendu des suites de quelques opérations. Un diagramme (fig. 24) résume le résultat de ces recherches.

- F3 17-6-37 Trois 37 M₁₋₁₂ 7 j. ap. D. M.
 (1°) opé. douteuse, pas vu au micro, (2°) a. b. opé. muscles labraux conservés, ggn vu au micro, (3°) a. b. opé. muscles conservés, ggn. pas vu au micro.
 19-6 ne mangent pas; 21-6 circulent un peu.
 24-6 vivent, certains, ratatinés, ont filé quelques haubans, (2°) chamois.
 25-6 vivent, (2°) réduite, chamois; 26-6 Id., (2°) semble fléchir sa tête.
 27-6 (2°) de plus en plus nymphoïde; 28-6 (2°) très réduite, tête fléchie.
 29-6 (2°) réagit encore très légèrement, (1°) accrochée en haut au grillage, (2°) réagit encore très légèrement; je la dissèque, la peau plissée glisse = Ny dépouillée gardée au formol pour cicatrice cranienne; la nymphe remue, arrière camard et ailes rudimentaires, filiformes, (3°) ratatinée aussi n'a pas la tête fléchie; disséquée : pas nymphe.
 31-6 toutes mortes.

- F₅ 17-6-37 Trois 37 M₁-14 4 j. ap. D. M.
 (1°) t. b. opé. ggn vu micro, (2°) id., (3°) t. b. opé. id. en le
 déconnectant aux ciseaux j'ai peut-être blessé le tube diges-
 tif; pour les trois, très bon volet cranien, recollé par fer
 chaud; 19-6 les trois vont bien.
 20-6 (3°) mort, (2°) enroulé, (1°) a. b.
 21-6 toutes mortes; survie maxima 4 jours.
- F₇ 17-6-37 Trois 37 M₁-16 1 à 2 jours ap. D. M.
 (1°) crâne mou, b. opé. ggn pas vu micro (resté collé à la
 pince), (2°) b. opé. id. hémo ou vomissements après opé.,
 (3°) b. opé. ggn pas vu micro.
 19-6 (1°) mourant, (2°) enroulé, (3°) a. b.
 20-6 (1°) (2°) morts, (3°) vit.
 21-6 Id.; 24-6 id.; 25-6 mort, survie 8 jours (remarquable après
 inanition si précoce).
- F₆ 17-6-37 Trois 37 M₁-15 2 à 3 jours ap. D. M.
 (1°) t. b. opé., (2°) b. opé. ggn pas vu micro (resté collé à la
 pince), (3°) t. b. opé. ggn vu micro.
 19-6 (1°) et (3°) morts avec segments abd. 2. 3. 4. noirâtres,
 (2°) réagit.
 20-6 (2°) mort, fixé sec.
- F₁₂ 24-6-37 soir Trois 37 M₁-15 9 j. ap. D. M.
 (1°) t. b. opé. très beau ggn vu micro, gardé, (2°) t. b. opé.
 ggn vu micro, coag. au fer chaud, (3°) t. b. opé. id.
 25-6 tous trois bien; 26-6, 27-6 id.
 29-6 ont tous filé cocons mince (14 j. ap. D. M.).
 30-6 vivent dans leur cocon qu'ils réparent.
 3-7 nymphoïdes (18 j. ap. D. M.).
 4-7 une nymphe; 5-7 matin deux nymphes.
 8-7 la troisième jaune safran tête rentrée, corps en navette mais
 thorax pas gonflé ni peau plissée. Fixée.
 10-7 les nymphes vivent toujours.
 20-7 vivent; 23-7 le gros cocon est troué: petit papillon ♂ à ailes
 peu développées, il féconde immédiatement la ♀ 9 bis.
 24-7 la deuxième nymphe donne papillon assez mal venu qui sort
 du cocon, il meurt le 27.
- F_{9 bis} 28-6-37 Un 37 M₁-16 12 à 13 j. ap. D. M.
 t. b. opé. ggn gardé sur même lame que F_{10 bis}, légère hémo.
 secondaire, crâne un peu effrité.
 29-6 a filé cocon mince.
 30-6 continue à filer, cocon épais.
 4-7 nymphe récente, dépouillée spontanément (18 j. ap. D. M.).
 12-7 vit: mou; 15-7 id.
 23-7 = papillon ♀ fécondée par F₁₂.
- F₉ résultats identiques.
- F₁₄ 29-6 37 Deux 37 M₁-15 14 j. ap. D. M.
 (1°) et (2°) b. opé. ggn vu au micro.
 30-6 un file les haubans.

- 3-7 pas encore nymphoïdes 18 j. ap. D. M.
 4-7 celle hors cocon, nymphoïde.
 5-7 (1°) = Ny récente toute pâle, (2°) nymphoïde.
 6-7 (2°) se dépouille seule devant moi = Ny.
 12-7 vivent, remuantes ; 15-7 vivent, 23-7 id.
 24-7 un **papillon** sort du cocon (photo o, Planche I).
 2-8 (1°) toujours nymphe doit être morte, je la conserve.
- F13 24-6-37 soir Trois 37 M₁-16 8 j. 1/2 ap. D. M.
 (1°) t. b. opé., ggn vu au micro, (2°) b. opé. ggn peu reconnaissable au micro, (3°) t. b. opé. ggn vu au micro, réfection cranienne sans coagulation.
 25-6 vont bien ; 26-6 : circulent.
 27-6 circulent loin ; 28-6 (2°) a filé sous auvent de la cagette.
 29-6 (2°) en cocon assez épais 13 j. ap. D. M., (3°) a l'air de filer à côté, (1°) petit, réduit, ne file pas.
 30-6 (1°) vit, réduit, plissé, (2°) vit en cocon, tête en demi flexion, (3°) file toujours irrégulièrement.
 2-7 (1°) mort, (2°) nymphoïde, (3°) réduit légère flex. c.
 3-7 (2°) = Ny dép. spontanément, (3°) réduit, vit.
 4-7 (3°) toujours de même moribond.
 5-7 (3°) mort, disséqué : pas Ny, (2°) nymphe toujours bien.
 8-7 Id. ; 12-7, 15-7, id.
 2-8 j'ouvre le cocon, le **papillon** est mort à demi émergé de la nymphe, ailes toujours peu développées (Conservé).

β. Résultats.

Le graphique (fig. 24) résume les résultats :

1° L'opération de la frontalectomie paraît bien supportée ; mieux par le Ver à soie que par *Lymantria*. A part la série F₁₁, dont les trois opérés sont morts de la même maladie, les résultats favorables, nymphes et papillons sont plus nombreux que pour toutes les opérations décrites dans les précédents chapitres. La nymphose n'apparaît que chez les sujets opérés 7 j. au moins après leur dernière mue. Ont été obtenus :

14 nymphes sur 24 (ou sur 21 si on enlève F₁₁) opérés après le 7^e j.
 7 papillons sur 14 nymphes.

La grande proportion de nymphes obtenues démontre la perturbation relativement bénigne apportée à l'organisme quand une frontalectomie exclusive et soignée est réalisée. Toutefois, les sujets frontalectomisés ne s'alimentent pas ; les expériences de FAIVRE (1864) l'expliquent de façon plausible.

2° *Existence d'un âge critique.* — La frontalectomie pratiquée précocément après la dernière mue empêche la métamorphose.

L'âge minimum, passé lequel l'opération n'empêche pas la métamorphose, est de 5 à 6 jours après la D. M. chez *Lymantria* et de 7 jours après la D. M. chez *B. mori*.

3° La fréquence du dépouillement spontané des nymphes explique aussi le grand nombre d'imagos obtenus. Les ligaturés, les écerébrés et les connectivotomisés ont une grande difficulté à se débarrasser de leur dépouille larvaire et la surmontent exceptionnellement d'une façon spontanée ; l'aide qu'on peut leur fournir n'est pas toujours opportune. Au contraire, les frontalectomisés jouissent parfaitement de leur motricité volontaire, se dégagent très

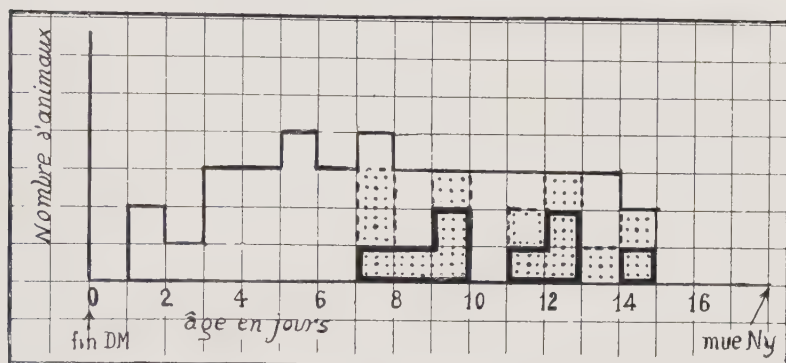


Fig. 24. — Frontalectomie chez le Ver à soie (Résultats).

Carré ponctué = opéré devenu nymphe. Carré encadré de noir = opéré devenu imago.

bien, malgré des cicatrices d'étendue analogue à celles des écerébrés, ce qui prouve que ce n'est pas l'adhérence au niveau de la cicatrice qui est la cause principale du déchet constaté à la mue nymphale, comme l'indique KOPEC.

4° *Le faible développement des ailes*, tant chez les nymphes que chez les imagos, anomalie anatomique fréquemment constatée, a d'autant plus d'intérêt que le dépouillement spontané, en temps opportun, ne permet pas de l'attribuer à une compression par la dépouille larvaire peu ou pas détachée ; cette anomalie est peut-être une des manifestations de la lésion nerveuse : le ganglion frontal et le système sympathique auraient peut-être une action trophique sur les disques imaginaires alaires en particulier (Planche I, o).

C. — Discussion.

Comparons les résultats de la frontalectomie à ceux de diverses opérations décrites précédemment : section de la chaîne nerveuse ventrale, écérébration.

1° L'âge minimum devant être atteint, lors de l'opération, pour que la nymphose soit ultérieurement possible, est à peu près le même pour la connectivotomie et pour la frontalectomie c'est sensiblement l'âge auquel se termine la période d'alimentation indispensable : 7 j. ap. D. M. pour *B. mori*, 5 à 6 j. ap. D. M. pour *Lymantria*, de sorte qu'on peut envisager comme cause empêchante de la nymphose chez les frontalectomisés opérés avant le 6^e jour, aussi bien le jeûne forcé consécutif à l'opération, que l'obstacle mis à la conduction d'un stimulus centripète ou centrifuge.

On constate, d'autre part, que l'ablation du ganglion frontal peut, sans empêcher la nymphose, être pratiquée 48 heures environ plus tôt que l'écérébration. Nous ne pensons pas que ce décalage, évidemment assez faible, puisse être imputé à des variations individuelles de précocité car toutes nos frontalectomies ont été réalisées à la même époque, en quelques jours. D'autre part, des vers des mêmes pontes ayant passé leur dernière mue, au même moment que les frontalectomisés, furent écérébrés aux mêmes âges que les premiers et aucune nymphose ne fut obtenue à partir des vers écérébrés avant le 9^e jour inclus révolu.

	Chez <i>B. mori</i>					
	Avant le 7 ^e jour		Du 7 ^e au 9 ^e jour		Passé le 10 ^e jour	
Cerveau	+	—	+	—	+	—
Ganglion frontal. . . .	—	+	—	+	—	+
Résultat.	o	o	Ny	o	Ny	Ny

Le tableau ci-dessus montre que l'action cérébrale nymphosante, supposée par KOPEC, peut s'effectuer en l'absence du ganglion frontal à partir du 7^e jour, le ganglion frontal n'étant nécessaire qu'avant cette limite.

Comme en toutes choses il faut d'abord considérer les explications simples, on voit que les résultats des frontalectomies et des

connectivotomies peuvent s'expliquer par le jeûne qu'elles entraînent. Quant à la différence entre l'âge opératoire minimum relatif aux précédentes opérations (7^e jour), et celui relatif à l'écérébration ou à l'acéphalisation (ligatures de tête) 9^e jour, elle peut s'expliquer par le handicap supplémentaire causé à l'organisme par la suppression d'un plus grand nombre d'organes dans le 2^e cas.

Toutefois, certains pourraient trouver que la modestie de ces conclusions n'est pas en rapport avec l'effort expérimental réalisé pour y aboutir.

Qu'ils se rassurent : ce qui précède n'est qu'une hypothèse comme tant d'autres ! Prouver que l'influence, supposée, du cerveau dans la métamorphose est seulement d'ordre régulateur du métabolisme sera peut-être aussi difficile que de prouver qu'elle est d'ordre sécrétoire, déterminante.

Avant le 7^e jour, les perturbations du développement par l'inanition rendent les investigations très difficiles. Il est possible que le ganglion frontal reçoive du tube digestif des excitations centripètes, telles que celles dont WIGGLESWORTH a essayé de démontrer le passage par la chaîne ventrale chez *Rhodnius prolixus*.

En plus des organes des sens, le ganglion frontal n'est pas le seul organe céphalique innervé par le cerveau ; nous avons, au début de ce chapitre, vu que, le cerveau émet, en arrière de chaque côté, un nerf pour le corps pharyngien et le *corpus allatum*. Comme nous n'avons pas de preuve, au moins chez les Lépidoptères, d'une relation nerveuse entre les C. pharyngiens et le nerf récurrent ou le ganglion hypocérébral, nous n'avons aucun élément solide permettant d'envisager que le facteur cérébral supposé par KOPEC puisse quitter le cerveau par cette voie.

En revanche, les C. pharyngiens et les C. allata ayant une structure — sinon une fonction — glandulaire, pourraient sécréter le facteur antérieur précoce. C'est leur rôle que nous allons chercher à établir dans le chapitre suivant.

Remarque : Nous n'avons considéré dans l'étude chirurgicale précédente du système nerveux que son rôle *nerveux* et nous avons cherché à expliquer les résultats de nos expériences par des arguments d'ordre nerveux.

Il est possible que les influx centripètes n'existent pas et que le cerveau ou des organes sécréteurs soient directement influencés par des stimulations humorales ; il est possible, quoique moins

probable, que le cerveau réponde non par un stimulus centrifuge, mais par une sécrétion (idée de Корец). Dans toutes ces éventualités ce ne sont pas les opérations chirurgicales que nous avons pratiquées qui pouvaient apporter la décision. Nous avons voulu éviter ce que nous reprochons à Корец ; avoir, d'une part, plus ou moins démontré que le cerveau avait une influence dans la métamorphose ; avoir, d'autre part, démontré l'existence d'une influence humorale à peu près à la même époque dans l'organisme de la chenille, et finalement, avoir déduit que les influences humorales sont dues au cerveau, ce qu'on n'a pas le droit de conclure.

C'est pourquoi nous avons résolument écarté de la discussion de nos expériences les interprétations d'ordre humoral : elles seront discutées à la fin, une fois tous les documents rassemblés.

D. — Conclusion.

Pour nous en tenir aux questions limitées que nous nous proposons au début de ce chapitre de résoudre chirurgicalement, nous terminerons en disant :

1° sans supprimer la métamorphose le ganglion frontal ne peut pas être extirpé chez les chenilles de *L. dispar* et de *B. mori*, avant un âge minimum. Cet âge minimum, critique, est légèrement moins avancé que l'âge minimum correspondant à l'écérébration : les conséquences de l'écérébration ne sont donc pas dues à l'énervation, à la désorganisation du ganglion frontal. Comme les chenilles frontalectomisées ne s'alimentent plus, et comme l'âge minimum coïncide sensiblement avec l'âge minimum relatif au jeûne (c'est-à-dire avec la limite de précocité du début de l'alimentation facultative), il est difficile d'attribuer uniquement à une action directe du ganglion frontal la suppression de la métamorphose dans ces conditions.

2° D'autre part, passé l'âge critique de frontalectomie, c'est-à-dire pratiquement une fois passée la période d'alimentation indispensable, le ganglion frontal et la partie comprise entre les cérébroïdes et le ganglion hypocérébral de la voie sympathique stomato-gastrique, ne jouent pas de rôle capital dans l'élaboration ou la transmission du facteur nymphogène tardif dont nous avons envisagé l'intervention (postérieure au 12^e jour après la D. M. chez le Ver à soie) pour expliquer la formation des demi-nymphes.

CHAPITRE VIII

ABLATION DES *CORPORA ALLATA*

(Allatacorporectomie).

A. — NATURE DES *CORPORA ALLATA*.

B. — TRAVAUX EXPÉRIMENTAUX ANTÉRIEURS (1^{er} mémoire de WIGGLESWORTH).

C. — RECHERCHES PERSONNELLES.

§ 1. — *Technique*.

α. Anatomie topographique (p. 130). — β. La voie d'accès (p. 133). — γ. L'opération (p. 134).

§ 2. — Allatacorporectomie au dernier âge (p. 135).

α. Histoire des opérés (p. 136). — β. Résultats (p. 138).

γ. Discussion.

1^o WIGGLESWORTH (p. 130); 2^o WEED (p. 140); 3^o PFLUGFELDER (p. 141); 4^o WIGGLESWORTH (2^e mémoire 1936) (p. 141).

δ. Conclusion.

§ 3. — Allatacorporectomie à l'avant-dernier âge (p. 142).

α. Histoire des opérés (p. 143).

β. Résultats.

1^o L'ablation tardive permet la mue suivante (146).

2^o Nymphose anticipée; phénomènes qui la précèdent (p. 147).

3^o Destin lointain : a) des muats (p. 149); b) des nymphes anticipées : imagos (p. 149).

4^o Réduction de la durée du développement par le fait de la nymphose anticipée (p. 150).

§ 4. — Allatacorporectomie après la II^e mue (p. 151).

Conclusion des § 3 et 4 (p. 153).

§ 5. — Allatacorporectomie unilatérale (p. 153).

§ 6. — Allatacorporectomie chez les quinquemuants (p. 155).

D. — DISCUSSION GÉNÉRALE. Interprétation des expériences de PFLUGFELDER (p. 157).

E. — CONCLUSION DU CHAPITRE (p. 160).

A. — Nature des *Corpora allata*.

A l'occasion d'un bref rappel anatomique relatif au système sympathique, nous avons parlé de ces organules et les avons situés sur des schémas. Précisons ce qu'ils sont : pour cela nous ne ferons

que rappeler les étapes principales de nos connaissances à leur sujet. Des historiques plus complets seront trouvés dans les mises au point récentes de DE LERMA (1932-1937).

Anatomiquement, ces corpuscules sont connus depuis le début du XIX^e siècle : MÜLLER (1828), chez *Periplaneta* ; BRANDT (1835), chez *Phasma* et de nombreux auteurs jusqu'à BORDAS (1900), les décrivent comme des ganglions nerveux sympathiques. MEINERT (1860), a cependant un doute et les nomme « corpora incerta » chez *Formica rufa*, L.

Ce n'est qu'à la fin du même siècle, qu'une technique microscopique convenable permit à divers auteurs d'étudier leur développement et leur structure.

Leur origine ? elle est ectodermique (HEYMONS 1895) et non mésodermique (WHEELER 1898) ; leur migration de la paroi latérale de la tête vers l'intérieur les fait appeler par HEYMONS (1895) « ganglia allata » c'est-à-dire ganglions transportés, transférés. CARRIÈRE et BURGER (1897) confirment cette origine.

Leur structure ? FOREL (1874) chez des Fourmis, HEYMONS (1897 puis 1899), chez *Bacillus Rossii*, se rendent compte que cette structure n'est pas nerveuse et HEYMONS modifie en conséquence le nom précédent en *corpora allata* (C. A.). En 1899 aussi, JANET aboutit aux mêmes conclusions chez *Myrmica rubra* L. et pense que les C. A. produisent les cellules formatrices des trachées. NABERT (1913) a cherché et trouvé les C. A. chez un grand nombre d'insectes appartenant aux ordres les plus variés, aussi bien à l'état adulte qu'à l'état larvaire.

Parmi les travaux récents, citons encore ceux de NELSON (1915) sur l'Abeille, de ITO (1918) sur *Bombyx mori* et surtout de DE LERMA (1932-1936-1937) qui, avec l'aide de techniques histologiques modernes, a notablement augmenté nos connaissances, non seulement sur les C. A., mais aussi sur les corps pharyngiens des Orthoptères et des Coléoptères qui, jusqu'ici, étaient peu ou mal connus. PELUGFELDER (1937) a étudié le développement et la structure de ces organes chez *Dixippus morosus*, B.

Pour tous ces auteurs, la structure glandulaire et la fonction endocrinienne ne font pas de doute pour les C. A. et sont très probables pour les corps pharyngiens (*corpora cardiaca* de PLUGFELDER).

B. — Travaux expérimentaux de Wigglesworth.

Parmi les organes céphaliques susceptibles de jouer un rôle dans la métamorphose et dans la physiologie des Insectes, les *corpora allata* méritaient une étude expérimentale.

En 1933 WIGGLESWORTH entreprit cette étude d'une façon très originale mais assez imprécise chez un Hémiptère Reduvié *Rhodnius prolixus* Stal.

Frappé des variations d'aspect de ces corpuscules avant les mues, il supposa que le *corpus allatum*, unique et médian chez *Rhodnius*, jouait un rôle direct dans les phénomènes de la mue en sécrétant une hormone de mue.

Pour vérifier expérimentalement cette hypothèse, WIGGLESWORTH imagina des expériences très variées : des décapitations individuelles à divers moments, avant chaque mue, des parabioses, entre de tels animaux décapités.

Ces expériences, dont le compte rendu constitue un important mémoire (déc. 1934), ont été poursuivies et complétées par d'autres opérations plus précises et des greffes signalées dans une courte note (1935) et décrites dans un second mémoire (1936) paru peu après notre première note (BOUNHIOL août 1936).

Si l'on veut tenir compte des essais de PFLUGFELDER (1936) des expériences de vérification de WEED (juin 1936) des travaux ultérieurs de PFLUGFELDER (juillet 1937) et des nôtres (juillet 1937-déc. 1937) il est difficile de faire ici une historique, véritablement chronologique et par auteur, d'une question devenue brusquement d'une aussi brûlante actualité.

Examinons d'abord le premier mémoire de WIGGLESWORTH qui, incontestablement, a créé un grand mouvement de curiosité et d'attention en faveur de la physiologie de la mue et de la métamorphose.

On peut regretter qu'un animal exotique, ectoparasite et sans métamorphoses complètes, ait été choisi par l'auteur anglais pour étudier des problèmes aussi généraux, mais en revanche, il faut reconnaître que la multitude des travaux dont cet insecte a été l'objet à l'Ecole d'Hygiène et de médecine tropicale de Londres, de la part de nombreux auteurs et de WIGGLESWORTH lui-même, ont permis de le connaître, dans les conditions d'élevage pratiquées, tant anatomiquement et histologiquement que biologique-

ment, aussi à fond que les plus banaux insectes de nos régions. Et ceci est évidemment un facteur considérable de succès, non seulement dans les expériences, mais dans leur interprétation.

Le schéma ci-contre (fig. 25) emprunté à WIGGLESWORTH, devra être toujours présent à l'esprit pour comprendre ses expériences et, ultérieurement, les discuter.

1^o *Décapitations* : Le *Rhodnius*, comme la plupart des Hémiptères hémato-phages (KEMPER, 1931) n'a besoin de se gorger (repas saturant) qu'une fois par stade, et la mue qui termine un stade donné se produit un nombre déterminé de jours après ce repas. Aucune expérience ne peut être tentée avant ce repas unique qui peut être comparé à la période d'alimentation indispensable de nos chenilles. Mais, à la différence de nos sujets, la durée d'un même stade peut varier en fonction de la précocité plus ou moins grande du repas après la mue qui établit le début de ce stade. W. a donc établi la chronologie de ses expériences non pas, comme nous, en fonction de l'âge (du nombre de jours écoulés) depuis chaque mue, mais en fonction du nombre de jours écoulés depuis le repas saturant.

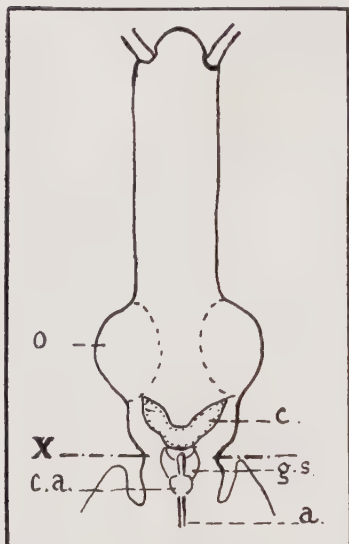


Fig. 25. — Partie antérieure de *Rhodnius prolixus* Stahl (d'après WIGGLESWORTH).

a. = aorte ; g. s. = ggn sympathique ; c. a. = corpus allatum ; c. = cérébroïdes ; o. œil ; X, niveau des transsections permettant l'ablation du cerveau et la conservation du C. A. La décapitation ordinaire est pratiquée au niveau du sillon circulaire visible un peu en arrière du C. A.

Les expériences de WIGGLESWORTH se rapportent surtout à la mue mais la dernière chez ces Hémiptères, à cause de l'apparition des ailes, de l'appareil copulateur, peut être considérée comme une métamorphose.

Forcé de nous limiter, nous laisserons de côté les expériences relatives uniquement aux mues ordinaires.

La *décapitation* au 5^e et dernier stade larvaire ne permet la mue métamorphique que si elle est pratiquée passée une « époque critique » : 6 à 7 jours après le repas saturant. Les larves acéphales digèrent, défèquent ; celles qui omettent de muer vivent très longtemps (un an dans un cas !) ce qui rappelle les résultats que nous avons obtenus. Quand l'animal se métamorphose, il meurt à demi dépouillé.

Ce n'est que tout à fait exceptionnellement que les opérés de WIGGLESWORTH ont pu se libérer spontanément au moment de la mue métamorphique ; il n'a donc jamais obtenu d'adulte vivant décapité.

La décapitation des jeunes, au voisinage de leur période critique, fournit quelques « adultes précoces ». W. ne signale ce résultat important qu'après avoir décrit de nombreuses expériences de parabioses. Il en conclut que la tête sécrète une hormone inhibant les caractères adultes mais seulement après

que l'hormone de mue est devenue active. Et pour lui, les décapités précédents possédaient déjà le nécessaire pour muer tandis que l'hormone inhibitrice n'était pas encore sécrétée.

2° *Parabioses*. — Pour prouver l'existence d'un facteur sanguin, déclenchant la mue ordinaire ou la mue métamorphique, W. a imaginé de mettre en parabiose deux individus décapités, l'un après l'époque critique, l'autre avant; la mue se produit simultanément chez les deux sujets.

D'examen histologiques, du tégument en particulier, W. déduit que l'histogénèse du deuxième sujet (parabioté récepteur) est notablement accélérée tandis qu'elle est d'abord ralentie dans le premier. WIGGLESWORTH y voit la preuve de phénomènes excitateurs et régulateurs d'origine humorale. Si le parabioté excitateur est choisi longtemps après le repas saturant, donc assez longtemps après l'« époque critique » (7 j. après repas), il mue tout seul, sans retard et le développement du parabioté récepteur semble aussitôt arrêté : il ne muera pas.

L'activité du facteur est donc limitée dans le temps. W. discute l'origine de ce facteur, envisage les hypothèses de ses prédécesseurs et s'arrête aux *corpora allata* qu'il décrit.

En ce qui concerne la métamorphose, W. estime que l'hormone déclenchant la mue imaginale est la même que celle provoquant la mue ordinaire parce que, dans la parabiose d'un dernier stade avec un avant-dernier stade, la mue se produit simultanément, que le premier soit l'excitateur, le 2° le récepteur ou inversement.

Dans les deux cas, la mue qui se produit est du type imaginal, l'avant-dernier stade subissant une *métamorphose prématurée* plus ou moins accusée. Résultat explicable par le fait que, selon W., la parabiose dilue le facteur inhibiteur présent chez le jeune, et permet la répartition, dans les deux sujets, de l'hormone de mue présente chez l'excitateur, jeune ou âgé, suivant l'expérience.

Personnellement, nous pensons que la métamorphose anticipée du jeune s'explique, sans intervention d'un apport d'hormone de mue, par la décapitation préparatoire à la parabiose.

Quoiqu'il en soit, l'obtention d'un minuscule adulte à partir d'un « premier stade » mis en parabiose avec un « dernier stade » constitue un résultat très remarquable.

D'autres expériences semblent montrer qu'à aucun âge le facteur inhibiteur n'atteint une concentration suffisante pour empêcher la mue imaginale dans un second insecte, mais si on laisse toute la partie postérieure de la tête au parabioté excitateur (fig. 25) elle doit produire de ce facteur inhibiteur jusqu'à la mue suivante, puisque les caractères adultes sont cette fois totalement absents s'il s'agit d'une larve à l'avant-dernier stade, atténués, s'il s'agit d'un « dernier stade », à qui l'opération fait, en quelque sorte, redoubler ce dernier stade.

Source de l'hormone inhibitrice. — « Elle est presque entièrement sécrétée dans la tête et il est naturel de se tourner à nouveau vers le C. A. ». Il est curieux de constater que c'est à peu près textuellement la phrase de KOREC parlant du cerveau qui, selon cet auteur, devait assurer les deux fonctions antagonistes à l'égard de la métamorphose.

D'après l'aspect histologique, W. pense que « les cellules éosinophiles sécrètent l'hormone de mue et les autres, l'hormone inhibitrice laquelle serait absente sans doute chez les larves du dernier stade ».

Tel est le résumé du premier mémoire, très touffu, de WIGGLESWORTH. Une courte note, en 1935, rappelait les résultats précédents et ajoutait que le C. A. — décidément bon à tout faire — sécrétait une hormone nécessaire à la production des œufs.

Résumons les résultats obtenus par WIGGLESWORTH par des expériences (décapitations et parabioses) où le C. A. n'a jamais été électivement extirpé : le C. A. de *Rhodnius* sécréterait *d'abord et surtout une hormone de mue* (nécessaire pour la mue imaginale comme pour les autres) à partir d'une époque critique qui, à chaque stade larvaire, dernier compris, se situe quelques jours après le repas unique pris pendant ce stade ;

ensuite, une hormone inhibitrice (inhibant le développement des caractères adultes) dans chaque stade sauf le dernier ;

enfin une hormone pour les œufs (egg-forming hormone) surtout décelable chez les adultes.

Peu après, nous entreprenions l'étude expérimentale du *corpus allatum* chez le Ver à soie, au moment même où WEED, en U. S. A. s'attaquait dans le même but à une Sauterelle et que PFLUGFELDER songeait à faire de même chez *Lecanium*, pour des raisons, d'ailleurs toutes différentes, que nous exposerons plus loin.

C. — Recherches personnelles.

Nous indiquons ici la technique mais les résultats de nos expériences seront donnés chronologiquement, c'est-à-dire seront entrecoupés de ceux des autres expérimentateurs.

§ 1. — Technique.

L'ablation des *corpora allata* est une opération délicate ; pour qu'on puisse mieux en suivre le déroulement dans les descriptions qu'on va lire, voici quelques précisions :

1. — *La topographie de la région* opératoire chez le Ver à soie.

Les schémas suivants (fig. 26, 27, 28), faits d'après nature, nous permettront de réduire le texte (voir aussi Planche II, *h*).

En disséquant par la face dorsale, sous un grossissement suffisant, la tête et le thorax d'un Ver à soie formolé (ou fraîchement tué et

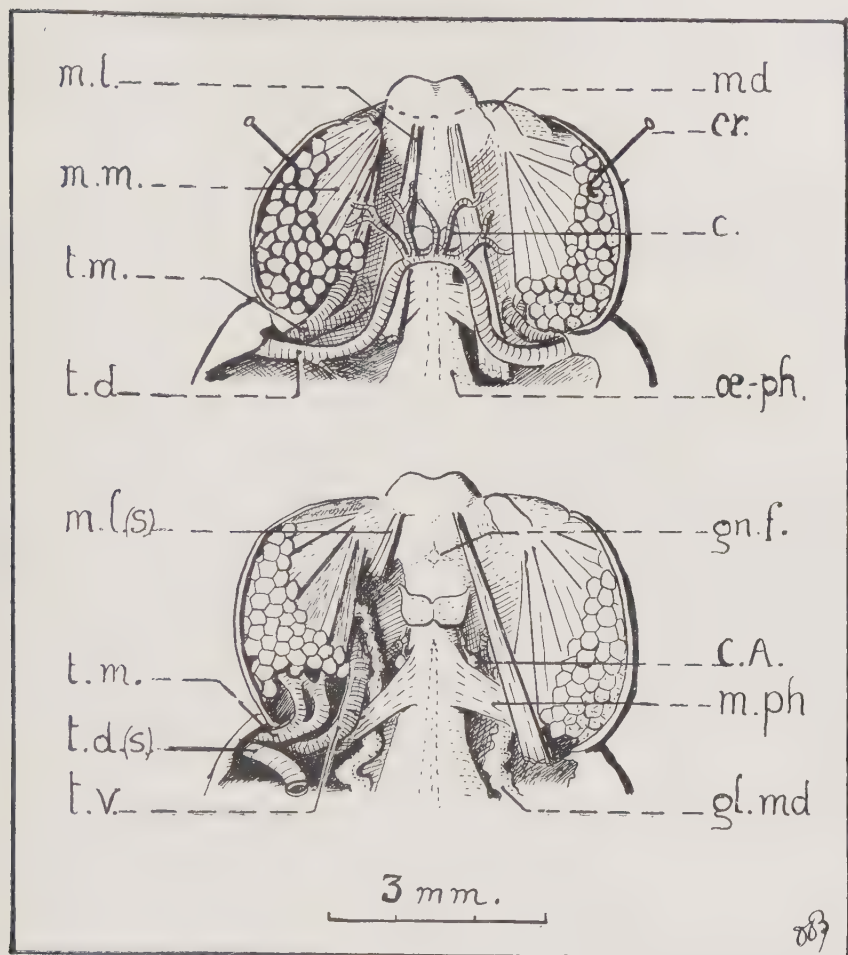


Fig. 26. — Anatomie sommaire de la tête du Ver à soie :
dissection par la face dorsale.

En haut, plan superficiel ; en bas, plan plus profond.

Divers espaces, autour du tube digestif par exemple, sont dus à l'action des ériges (*cr.*) écartant en dehors les masses musculaires.

md. = mandibule ; *m. l.* = muscle labral ; *m. l. (s)* = le même sectionné ; *m. m.* = muscles masticateurs ; *c.* = cérébroïde ; *t. m.* = tronc trachéen moyen ; *t. d.* = tronc trachéen dorsal ; *t. v.* = tronc trachéen ventral (profond) ; *œs. ph.* = œso-pharynx ; *gn. fr.* = ganglion frontal ; *C. A.* = corpus allatum ; *m. ph.* = muscle pharyngien (dilatateur dorsal) ; *gl. md.* = glande mandibulaire.

Comparer cette organisation avec celle du *Rhodnius prolixus* (fig. 25).

mis dans un fixateur) au dernier âge par exemple, on découvre, en arrière du cerveau et de part et d'autre de l'œsophage, deux petites masses blanchâtres, reliées aux cérébroïdes par de petits filets nerveux s'en détachant en arrière et par dessous.

Sur le trajet de ces filets, on trouve d'abord un petit nodule d'aspect irrégulier, ganglionnaire (c'est le corps pharyngien, ex-ganglion pharyngien supérieur); un peu plus en arrière, et comme appendu

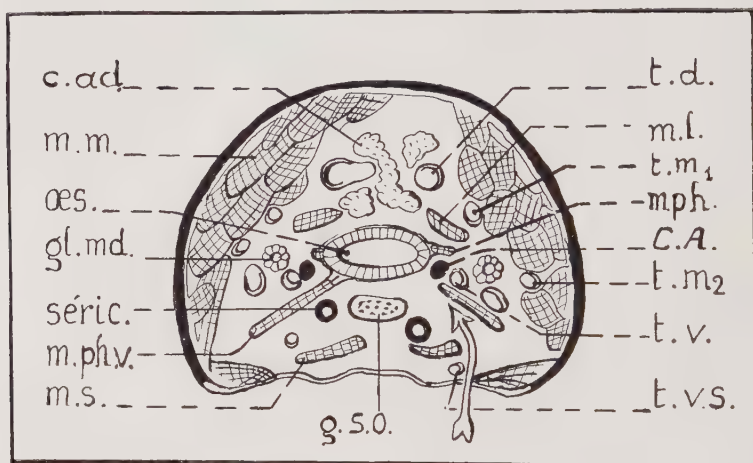


Fig. 27. — Coupe transversale schématique de la tête, en arrière du cerveau (Ver à soie).

c. ad. = corps adipeux ; g. so. = ganglion sous-œsophagien ; séric. = sériciductes (tubes conducteurs de la soie) ; m. ph. v. = muscle pharyngien (dilatateur) ventral ; t. m₁ = tronc trachéen moyen interne ; t. m₂ = tronc trachéen moyen externe ; t. v. s. = trachée ventrale superficielle. La flèche indique la voie d'accès.

Autres abréviations : voir légende fig. 26.

à l'extrémité du filet nerveux qui s'y arrête, une petite masse elliptique, le *corpus allatum*. Regardé de plus près, son contour paraît formé de deux arcs de cercle (un nettement plus convexe que l'autre) se rejoignant sur le grand axe antéro-postérieur de l'organe.

Rapports : dorsalement, quand on enlève les muscles masticateurs, les C. A. se voient facilement et sont, dans la larve au dernier stade, à 1 millimètre environ en arrière des cérébroïdes, en dehors et au-dessous de ces organes. Un faisceau de 3 ou 4 trachées les sépare, en dehors, des muscles masticateurs et de la glande mandibulaire, parfois en dedans, de l'œsophage.

Sur une coupe transversale (fig. 27) on les voit au voisinage d'une trachée et non loin de la glande mandibulaire, de chaque côté du pharynx.

β. — *Le choix de la voie d'accès* fait souvent la valeur d'une technique chirurgicale :

Pratiquer l'ablation par voie dorsale, par voie cranienne c'était détruire tout ou partie des muscles masticateurs, donc provoquer un jeûne forcé. Par voie nucale, c'était difficile, car il fallait opérer à bout de pinces, en lésant peut-être le cerveau et, par conséquent,

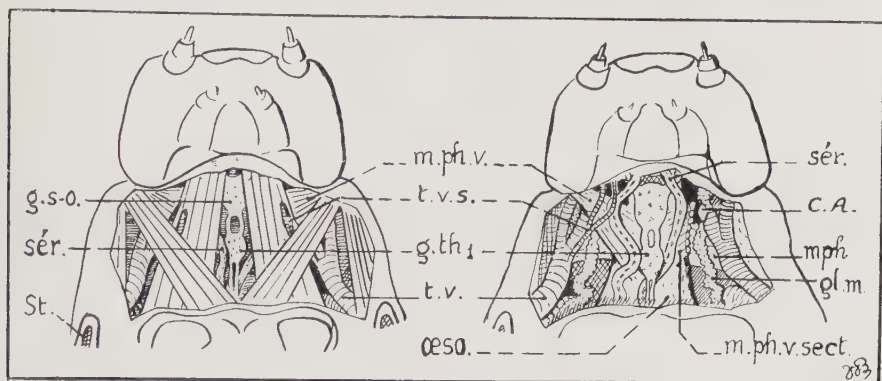


Fig. 28. — Anatomie sommaire du cou chez le Ver à soie.

A gauche : plan superficiel ; à droite : plan plus profond. *g. th₁* = ganglion pro-thoracique ; *st.* = stigmate pro-thoracique ; *gl. m.* = glande mandibulaire ; *m. ph. v. sect.* = muscle pharyngien (dilatateur ventral) sectionné.

Pour les autres abréviations voir les figures 26 et 27.

faire une très grande incision (permettant d'enlever les deux C. A.). Latéralement, écueil analogue ; aussi nous avons établi une *technique par voie ventrale*, en arrière du sous-menton, au niveau du cou.

Le crâne des chenilles et de la plupart des insectes s'étend vers l'arrière davantage dorsalement que ventralement où une zone de peau particulièrement souple permet à la tête les mouvements de flexion et d'extension.

Si l'on dissèque cette région (fig. 28) on observe d'abord un léger réseau musculaire lâche, puis le système nerveux avec ganglions prothoracique et sous-œsophagien ; les canaux séricigènes, ou plus exactement leurs portions conductrices (sériciductes), blanchâtres, dont l'étroit canal est bien visible, à travers l'épaisse paroi, sur le vivant, longent également les connectifs en s'éloignant de la ligne médiane ; enfin les faisceaux trachéens qui cachent

de chaque côté le C. A. et comprennent d'abord des trachées superficielles, à couper ou à récliner, puis les fourches trachéennes auxquelles est plus ou moins accolé le C. A.; un peu plus profondément et extérieurement, le canal de la glande mandibulaire, jaune et réfringent, sur le vivant.

Du côté interne, l'œsophage est bien visible s'il est distendu par des particules alimentaires qui apparaissent comme des grains verts par transparence.

Pour une déflexion moyenne de la tête, chaque C. A. se trouve à égale distance de la pointe correspondante du sous-menton et du ganglion sous-œsophagien.

Pour opérer correctement, il faut faire une incision pour chaque C. A.

γ . — L'opération se déroule de la façon suivante :

Le ver endormi (voir chap. I-A) est placé sur une plaque opératoire spéciale présentant un plan incliné vers l'opérateur; sa tête est disposée à la partie

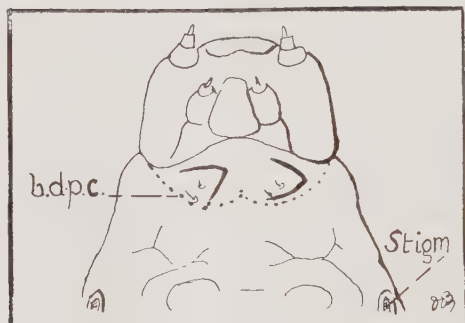


Fig. 29. — Allatacorporectomie chez le Ver à soie. Tracé des incisions.

b. d. p. c. projection sur la peau du cou du bord dorsal postérieur du crâne indiquée pour rappeler que le crâne s'étend en arrière beaucoup plus dorsalement que ventralement; *stigm.* = stigmathe prothoracique.

supérieure du plan incliné de façon à être défléchie (Planche II, *a*) : un anneau élastique, appuyant sur la région mandibulaire, maintient cette extension, un 2^e anneau élastique maintient le thorax sur le plan incliné juste en avant des pattes prothoraciques. Cette tête a, en général, 3 mm. 8 de diamètre maximum.

On incise la peau du cou, comme sur le croquis ci-dessus (fig. 29). On rabat une languette, d'un millimètre environ; à gauche, on ne doit voir ni les connectifs nerveux ni le canal séricigène et on écarte d'abord les muscles et trachées superficielles.

On atteint alors la bifurcation du tronc trachéen profond où l'on trouve le C. A. Celui-ci se voit parfois très bien, d'autres fois il est plus transparent, plus difficile à trouver; il arrive alors, assez souvent, que les pinces attirent la glande mandibulaire qui est fragile et qui rarement se laisse remettre en place. De toute façon, il ne faut pas s'attendre à trouver au C. A. l'aspect blanc mat qu'il a sur l'animal disséqué; il a la réfringence d'une petite goutte d'huile dans la masse aqueuse hémolymphatique. Saisissant à la pince le nerf et la trachée qui l'unissent au corps pharyngien on les sectionne aux ciseaux, si la pression de la pince n'a pas réalisé la séparation.

Le corpuscule est alors, dans les cas douteux, rapidement posé sur une lame contenant une goutte d'eau pour vérification microscopique.

La languette cutanée est remplacée et tamponnée au buvard. On pratique alors une deuxième incision, pas tout à fait symétrique parce que le C. A. droit est légèrement plus antérieur que l'autre (il faut aussi tenir compte de ce que la main droite, la plus habile, tend à chercher vers la gauche de l'opérateur, c'est-à-dire vers la périphérie de la tête tandis que pour le C. A. gauche elle pique vers l'intestin) : on conçoit qu'il faille peu de chose pour passer à côté d'un organe aussi minuscule.

Ces difficultés atteignent évidemment le maximum pour les vers jeunes, après III^e mue, et surtout après II^e mue où la tête n'a que 1 mm. 5.

L'opération finie (elle dure de 7 à 12 minutes suivant les cas) et les volets tégumentaires bien remplacés, on détache doucement l'animal en commençant par la tête qui, aussitôt, bascule ; en se fléchissant sur le thorax elle contribue à enfermer la plaie dans des plis de la peau ce qui facilite la cicatrisation (peau non tendue), toujours est-il que les hémorragies secondaires sont exceptionnelles avec notre technique et qu'il est inutile de placer un pansement solidifiable ; celui-ci au contraire, en empêchant la flexion céphalo-thoracique normale, gênerait la bête.

La grosse difficulté est donc de réussir successivement les deux opérations ; à ce point de vue les Orthoptères constituent un matériel chirurgical plus facile ; les C. A. y sont relativement plus gros et très détachés en arrière du cerveau ; les Phasmes, en particulier, ont des C. A. très voisins l'un de l'autre sur la ligne médio-dorsale. L'absence de vraies métamorphoses chez les Orthoptères nous a fait leur préférer les Lépidoptères chez qui, au prix d'une technique plus délicate, les résultats pouvaient être plus démonstratifs.

Le comportement des opérés est très différent suivant le stade, et pour certains stades, suivant la période (début, milieu, fin), où ils sont allatacorporectomisés.

§ 2. — *Allatacorporectomie au dernier âge.*

L'âge des 82 vers opérés jusqu'à ce jour s'échelonne sur toute la durée du 5^e et dernier âge larvaire, depuis 24 heures après la IV^e et dernière mue jusqu'au 16^e ou 17^e jour après, c'est-à-dire quelques heures avant la mue nymphale. Cette expérimentation méthodique a pu montrer que l'ablation des deux *corpora allata* n'apportait pas de trouble apparent au comportement des vers à soie, ainsi que nous en avons conclu après les premières séries d'opérations (BOUNHIOL, août 1936).

a. Histoire de quelques opérés.

- A2 17-5-36 Quatre 36 M₁-14 3 j. ap. D. M. (1°).
 (1°) a. b. opé. (1°), hémo. opératoire, Hémo. sec. (1°), (2°) id.
 hémo. opératoire, (3°) id., (4°) id. hémo. sec.
 18-5 semblent attirés par nourriture mais ne mangent pas.
 19-5 (1°) prostré, (2°) mange, (4°) monte.
 20-5 (1°) mort, (2°) mange bien, (3°) et (4°) montés ; 22-5 id.
 23-5 (3°) et (4°) circulent, ne filent pas ; 25-5 id.
 26-5 (2°) explore pour filer, (3°) « pendu », il est aussitôt nécropsié
 par voie dorsale ; l'intestin moyen est plein du liquide géla-
 tineux hyalin ; dans la tête, la gl. mand. dr. (1°) est intacte ;
 à g. de même semble-t-il (n'a pas mangé pourtant), séricid-
 intact, l'absence de filage ne dépend donc pas d'une lésion
 de ces canaux.
 Pas de C. A. reconnaissables, un fragment tissulaire
 appendu au cérébroïde dr. est probablement le corps pharyn-
 gien + ou — lésé ; les cicatrices sont t. b., l'hypoderme
 tapisse intérieurement presque complètement les cicatrices.
 27-5 (3°) commence à filer ; 28-5 (4°) « pendu », agonise.
 Nécropsie de (4°), tube digestif intact, gl. mand. intact,
 sériciductes intacts. Pas de C. A.
 30-5 (2°) en cocon ; 3-6 nymphose approche.
 4-6 (2°) = Ny (22 j. ap. D. M.). Ce retard ne doit pas être imputé à
 l'opération car des témoins normaux ont également eu leur
 mue nymphale retardée de quelques jours par l'abaissement
 notable de la température à partir de la fin du mois de mai
 (la salle où je tenais alors les opérés n'était pas chauffée).
 23-6 (2°) = Papillon vivant après une nymphose de 18 jours. Fixé
 le jour même.
- A3 17-5-36 Trois, 36 M₁-16 un jour après, D. M.
 (1°) a. b. opé., (2°) a. b. opé., (3°) anesthésie insuffisante, opé.
 facile à g., difficile à dr.
 19-5 (3°) mange, (2°) monte.
 20-5 (1°) mort, jeté, (2°) est monté, (3°) mange.
 22-5 (2°) mort sans filer pendu, (3°) mange.
 25-5 26-5 id. ; 27-5 mange encore ; c'est une belle chenille de 65 mm.
 29-5 (3°) seule survivante, monte.
 31-5 a filé un cocon mince ; 3-6 immobile dans son cocon ; 4-6 id.
 5-6 = Ny.
 28-6 = Papillon ♀ (fécondée ultérieurement par un ♂ A4).
- A7 30-5-36 Cinq, 36 M₁-20 9 j. ap. D. M.
 (1°) a. b. opé., (2°) a. b., (3°) b. opér. facile à dr., + longue à
 gauche, gl. mand. bousculées, (4°) b. opé., écarteur utilisé,
 (5°) a. b. opé.
 31-5 ne mangent pas, cabrés ; 1-6 et 2-6 id.
 3-6 (3°) a filé cocon mince, les autres circulent.

(1°) Voir liste des abréviations, page 17.

- 4-6 (2°) et (4°) réduits, orangés, (5°) est le plus actif.
 8-6 (1°) file, (2°) mort sans filer prénymphoïde, (3°) en cocon mince, (4°) vit, réduit, (5°) cocon normal (qu'il a réparé le 9).
 16-6 (1°) (3°) (4°) (5°) = quatre nymphes, (2°) mort.
 22-6 (4°) nymphe nue est morte.
 29-6 un témoin anest. donne un papillon qui, autopsié, montre bien les deux C. A. (voir fig. 33).
 4-7 un papillon se dégage de la nymphe (3°).
- A26, A8, A9 Cas semblables (quatre, 10 j. ap. D. M. = 4 Ny).
- A12 1-6-36 Trois, 36 M₁-25 6 jours ap. D. M.
 (1°) b. opé. (en 5 minutes), (2°) a. b. opé. (en 7 m.) facile à dr., laborieuse à g., (3°) a. b. opé. facile à g., laborieuse à dr. (trachées bousculées).
 3-6 (1°) mange; 4-6 (1°) et (2°) mangent; 6-6 et 7-6 id., (3°) circulent.
 9-6 (1°) et (2°) ne mangent plus.
 10-6 (1°) et (2°) filent, (3°) mort, autopsié : pas de C. A. canaux sériciductes intacts, réservoirs pas distendus, tube digestif intact.
 15-6 (1°) et (2°) = deux Ny (20-21 j. ap. D. M.).
 29-6 (2°) = papillon ♂, plus tard je regarde la Ny, (1°) : papillon viable resté prisonnier dans la mue imaginale (autopsie : pas de C. A.) le corps pharyngien droit est intact.
 Cas analogues : A₁₅ (1 papillon, 2 opé.), A₁₈ (1 Ny, 3 opé.).
- A16 10-6-36 Quatre, 36 M₁-26, 12 j. 1/2 ap. D. M.
 (1°) b. opé. (pièces opératoires excisées conservées) hémo., (2°) id., hémo. forte, (3°) id., (4°) id. petite hémo.
 11-6 ne mangent pas, montent, (1°) file.
 14-6 tous en cocon, je les ouvre : pas Ny.
 15-6 tous les cocons réparés.
 22-6 = Trois Ny, (4°) mort à l'état larvaire, cause inconnue.
 6-7 (1°) = Papillon très remuant.
 8-7 (2°) = Papillon, (3°) qui paraissait anormale est morte à l'état nymphal.
 Cas semblables : A₁₄ : pour deux opérés, 2 papillons ; A₁₇ : trois opérés, 1 pap. + 1 Ny ; A₃₁ : pour deux opérés, 1 pap. 1 Ny.
- A21 26-6-36 Trois, 36 M₁-3 *ter*, moins de 24 h. ap. D. M.
 (1°) opé. laborieuse des 2 côtés (C. A. petits!), (2°) opé. a. facile à dr., labor. à g. avec rupture de gl. mand., (3°) a. b. opé., rapide.
 27-6 ne mangent pas, (1°) mourant.
 28-6 (2°) et (3°) morts. Un témoin anesthésié est mort, aussi confirmant ainsi que les vers venant de muer sont très fragiles.
 Cas semblable : A₂₅.
- A32 16-7-36 Deux 36 M₁-26 (16 j. ap. D. M.) filent encore.
 (1°) a. b. opé. (2°) a. b. opé. (C. A. légèrement écrasé à g.).
 17-7 (1°) encore mobile.
 18-7 = deux Ny ; exuviation normale et spontanée, donc bonne cicatrisation, deux témoins anesthésiés sont également Ny.

8-8 Deux papillons ♂ et ♀ qui se sont accouplés.

Ces papillons ont été emportés à Mimizan, la ♀ a pondu des œufs fécondés qui ont été bivoltinisés artificiellement. Ces œufs ont donné une deuxième génération qui a vécu normalement et a donné des papillons en octobre.

Cas analogues : A₂₉ : pour 4 opé., 14 j. 1/2 ap. D. M., 2 pap. + 1 Ny.

La réalité des extirpations a été vérifiée par la nécropsie, sous binoculaire, d'une part des vers morts sans se nymphoser (comme dans le cas des fiches A₂ et A₁₂), d'autre part des papillons obtenus ; quelques sujets ont été aussi fixés pour étude histologique.

Témoins anesthésiés et témoins chirurgicaux (opérés « à blanc ») — si les cicatrices ne les ont pas privés de l'alimentation indispensable — ont évolué normalement.

β. Résultats.

Le graphique (fig. 30) résume les résultats fournis par les 72 opérés qui ont été observés presque quotidiennement. Quelques autres, morts en un ou deux jours des suites de l'opération (grosses hémorragies) blessés accidentellement ultérieurement ou évadés, ont été supprimés de cette statistique.

On voit que ces 72 vers ont donné 36 nymphes (dont deux pré-nymphes), qui ont permis d'obtenir 18 imagos, dont 15 se sont dépouillés spontanément.

Ainsi, une chenille privée de ses C. A. au dernier âge continue à vivre normalement, mange, circule, puis monte et, si les canaux conducteurs séricigènes n'ont pas été lésés, file un cocon normal puis se métamorphose normalement : le dépouillement est spontané (à une ou deux exceptions près) l'exuvie est toujours typique, jamais d'aspect charnu signalé pour les ligatures et les connectivotomies ; la nymphe a un aspect normal. Et quand la mue imaginale se produit, celle-ci est également typique.

Il semble qu'on soit en droit de conclure que les C. A. ne commandent ni la métamorphose, ni les dernières mues, nymphale et imaginale (fabrication d'un nouveau tégument et exuviation). Au dernier âge, l'allatacorporectomie ne supprime pas l'instinct sexuel, ni la fécondabilité, ni la ponte : les œufs obtenus se comportent comme des œufs normaux : ils fournissent des jeunes apparemment normaux.

Si nous ne pouvons nous appuyer que sur deux cas Λ_3 et Λ_{32} c'est parce que nos opérés étaient soigneusement enfermés, isolés dans des cages ; les pariades, de ce fait, n'ont pas du tout été favorisées. A vrai dire, les cas précédents notés sur nos fiches n'ont pris de

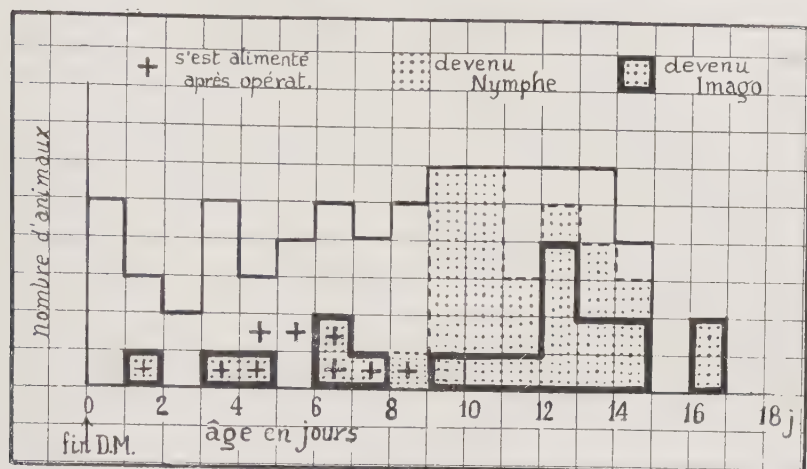


Fig. 30. — Allatacorporectomie double, après la dernière mue, chez le Ver à soie (Résultats).

l'intérêt à nos yeux que le jour où nous avons vu que WIGGLESWORTH et WEED attribuaient un rôle aux C. A. dans les fonctions sexuelles.

γ. Discussion.

1° Reprenons les résultats de WIGGLESWORTH. Cet auteur pense que ses expériences de décapitation et de parabiose lui permettent de conclure :

- a) que les C. A. sécrètent l'hormone déclanchant la mue.
- b) que cette hormone est la même pour la mue « imaginale » des Hémiptères, que pour les mues précédentes.

Nos expériences ne confirment point la première interprétation au moins chez le Ver à soie au dernier âge. Quant à la deuxième, si elle était vérifiée, nos expériences prouveraient que les C. A. ne sécrètent ni l'une ni l'autre.

Mais, dira-t-on, l'organisme reste peut-être imprégné de cette hormone, alors que les C. A. n'en sécrètent plus. A cette idée nous

opposerions les arguments de W. lui-même qui montre que si le parabioté donneur est choisi, au cours du dernier stade en particulier, trop longtemps après la période critique, il ne peut déclencher la mue dans le parabioté récepteur. Ainsi, selon W. lui-même, le facteur ne resterait actif que quelques jours. On concevrait donc mal, si le facteur de mue était sécrété au moment de la dernière mue ou même avant elle, qu'il soit encore actif 14 ou 15 jours après pour déclencher la mue nymphale, et plus d'un mois après pour la mue imaginale.

c) En ce qui concerne la sécrétion, toujours par le C. A., d'une hormone inhibant l'apparition des caractères adultes, il ressort de nos expériences que l'ablation des C. A. au dernier âge, n'accélère pas le développement de ces caractères; la mue nymphale est même plutôt retardée légèrement par rapport aux témoins.

Comme l'avait parfaitement envisagé WIGGLESWORTH, ceci entraîne la présomption que ce facteur inhibiteur n'est plus présent, ou plus actif, au dernier âge, sans en être une preuve absolue, car, une fois l'inhibition levée, il faut du temps aux organes adultes pour se former et l'avance de la mue nymphale, si elle devait se produire, ne pourrait, à notre avis, être sensible que pour des vers opérés précocement.

Pour se faire une opinion solide, il semble donc nécessaire de connaître les résultats de l'allatacorporectomie avant la dernière mue; nous les indiquerons plus loin.

2° Travaux de I. G. WEED. En juin 1936 cet auteur qui avait voulu contrôler les affirmations de WIGGLESWORTH publiait deux notes sur le rôle des C. A. chez une Sauterelle américaine *Melanopus differentialis*.

Nous passerons rapidement sur la première, le développement de l'appareil génital n'étant pas le sujet de notre mémoire. Les œufs ont été mesurés chez des ♀ privées de C. A. plus ou moins précocement après la mue imaginale: ils sont en général plus petits que ceux des ♀ témoins chez lesquelles, toutes choses étant égales, de grandes variations furent constatées.

On ne sait si les opérés ont mangé après l'opération, s'ils ont été sacrifiés, ou sont morts avant la copulation.

En attendant le mémoire que I. G. WEED annonce on ne peut qu'être très réservé à l'égard de conclusions basées sur 16 ou 17 opérés dont le sort est aussi imprécis.

Nous avons estimé intéressant de signaler que quelques-uns de nos opérés avaient copulé, pondu et donné de jeunes vers normaux, mais nous n'opposons pas nos constatations à celle de la biologiste américaine. Nous verrons plus loin ce qu'ont observé plus récemment d'autres auteurs.

La deuxième note de WEED est relative à l'action des C. A. sur la mue : 8 sujets au 6^e et dernier stade larvaire subirent une allatocorporectomie bilatérale certaine de 1 à 9 jours après le début de ce stade. Pour 14 autres, l'ablation bilatérale n'était pas absolument sûre quoique très probable. Finalement, les uns et les autres, subirent la mue suivante (mue « imaginale ») avec un léger retard et l'auteur conclut que les C. A. n'influencent pas la mue !

3^e En 1936, PFLUGFELDER publia un travail dans lequel il faisait remarquer que le développement des C. A. devait dépendre du métabolisme différent des deux sexes car chez la cochenille *Lecanium corni* les C. A. dégénèrent après la métamorphose chez le ♂, tandis qu'ils continuent à grossir beaucoup chez la ♀. HOLMGREN, cité par PFLUGFELDER, avait remarqué une hypertrophie remarquable du C. A. chez la reine Termite. Mais les essais d'extirpation chez les ♀ furent suivis d'une mortalité rédhibitoire et l'auteur ne put reprendre la question qu'en 1937, sur un autre insecte.

4^e Fin 1936, paraît un 2^e mémoire de WIGGLESWORTH qui ne peut naturellement tenir compte des travaux parus quelques mois avant en Amérique, en France, en Allemagne, et dont le but était de renforcer les conclusions du premier et de montrer, en plus, la relation entre la C. A. et l'activité des organes reproducteurs de l'adulte. Dans la première partie, de nouvelles expériences sont décrites : par des parabioses entre des hémiptères de même famille ou de familles différentes, W. prouve que l'hormone de mue et l'hormone inhibitrice ne sont pas spécifiques.

Nous ne nous attachons pas à discuter les expériences, toujours très ingénieuses, de W. pour démontrer la sécrétion par les C. A. d'une hormone inhibitrice, elles sont le plus souvent très compliquées et leur interprétation impartiale, sans idée préconçue, n'en est pas facilitée. Combien les ablations électives des C. A. simplifient la question !

Les greffes de cet organe que W. a réussies ont, au contraire, une très grosse valeur démonstrative. Sur 59 larves du dernier stade, ayant, peu après gavage, reçu, dans l'abdomen, un greffon

pris à un avant-dernier stade, 23 se métamorphosèrent normalement, 36 muèrent, mais en restant larves, et vécurent un stade larvaire véritablement supplémentaire. Par contre, la greffe de C. A. provenant d'un sujet au dernier stade n'empêchait en rien la métamorphose.

Les sujets amenés, par la greffe, à effectuer un 6^e stade larvaire sont capables, après avoir été nourris, de muer encore, mais meurent, en général, à l'exuviation ; 3 cependant donnèrent des adultes ; 3 autres (greffon provenant de sujets au 3^e stade) donnèrent un stade intermédiaire entre larve et adulte.

W. se demanda alors si le C. A. ne joue pas de rôle dans la détermination du nombre des stades et des caractères de chaque stade, question que nous n'aborderons pas. Nous ne discuterons pas non plus le rôle des C. A. chez *Rhodnius* adulte (développement des œufs et des glandes annexes de l'appareil génital ♂) étude que nous entreprendrons, peut-être plus tard, mais toujours par des méthodes précises, électives, telles que les méthodes chirurgicales (ablation et greffe), qui seules peuvent apporter des arguments décisifs et éviter des discussions interminables.

δ. *Conclusion de nos recherches.* — Une chenille, privée de ses C. A. au dernier âge, continue à vivre normalement ; elle peut manger, circuler, filer un cocon typique et se métamorphoser dans des délais sensiblement normaux. Le rôle des C. A. dans la mue n'est pas confirmé par nos expériences.

§ 3. — *Allatacorporectomie à l'avant-dernier âge.*

Rôle du Corpus allatum chez les jeunes.

Les Vers à soie arrivés à l'avant-dernier âge, c'est-à-dire ayant passé la III^e mue, ont de 20 à 30 millimètres suivant l'âge (la proximité de la IV^e mue) leur capsule cranienne a environ 2 mm. 5 de diamètre.

Dans nos élevages (19-25°) l'avant-dernier âge dure 7 jours pleins, de la fin de la III^e exuviation au début de l'immobilisation prémonitoire à la IV^e mue (le « stade du triangle » étant postérieur de 12 à 18 heures à l'immobilisation).

L'âge des opérés s'échelonnait de 1 à 7 jours après la III^e mue,

c'est-à-dire sur toute la durée de ces stades (les durées de 6 jours et de plus de 8 jours étant, chez les témoins, exceptionnelles).

Au cours d'une première série d'opérations nous pûmes obtenir des *métamorphoses anticipées* (BOUHIOL, 1937), mais non réussir l'opération chez des sujets n'ayant passé la III^e mue que depuis deux ou trois jours.

Ces premiers résultats très démonstratifs ont été complétés : c'est donc sur 90 opérations techniquement réussies que sont basées les remarques et conclusions qui vont suivre.

1. Histoire de quelques opérés.

- A24 9-7-36 Trois, 36 M₃ 24 h. environ avant D. M.
 (1^o) b. opé. sériciductes touchés à dr. hémo. sec.
 (2^o) a. b. opé., (3^o) a. b. opé. mais laborieuse.
 10-7 (2^o) mue.
 13-7 (2^o) a complètement mué et mange, les deux autres morts.
 16-7 (2^o) va vers la nourriture, si on la met près de lui : il recherche et finalement attaque les petites nervures (fait souvent observé chez les opérés).
 17-7 mange encore, et de façon plus appréciable, sur le bord de la feuille ; 18-7 mort.
- A49 12-6-37 Quatre, 37 M₁₋₆ 6 j. après III^e mue.
 (1^o) t. b. opé., (2^o) a. b. opé. laborieuse à dr., (3^o) t. b. opé. lésion minime, opérés en 3 minutes, (4^o) t. b. opé., une trachée coupée à dr., les trois premiers se sont réveillés dès la fin de l'opération.
 14-6 moribonds. (3^o) est en mue mais n'a pu se dépouiller, ont tous un aspect jaunâtre tacheté de noir ; tem. anest. est en mue.
- A55 25-6-37 Quatre, 37 M₂ 6 à 7 j. après III^e mue.
 (1^o) b. opé., un C. A. vu micro, un pas décollé de la pince.
 (2^o) b. opé., (3^o) b. opé. des difficultés mais les deux C. A. vus au micro.
 26-6 ne mangent pas.
 27-6 (2^o) est en mue, les autres circulent.
 29-6 (2^o) à demi dépouillé (1^o) mort.
 30-6 je dépouille (2^o) de sa capsule cranienne, (3^o) suspendu, file.
 2-7 le muat a dû mourir, (3^o) mort, (4^o) circule, ne mange toujours pas.
 3-7 est à 14 j. de la III^e mue (deux fois la durée de l'avant-dernier âge normal) ; 5-7 mort.
- A46 11-6-37 Trois 37 M₁ 4 j. 1/2 après III^e mue.
 (1^o) t. b. opé. des deux côtés, réveil juste à la fin de l'opé.
 (2^o) b. opé. labor. à dr., gl. mand., sériciductes + ou - lésés.
 (3^o) b. opé. laborieuse à dr.
 12-6 très actifs, circulent, ont une véritable frénésie de montée, gri-

- gnottent bien fébrilement le bord des feuilles et les nervures mais courent d'une feuille à une autre sans achever.
- 14-6 tous, sauf (1°), montent et ne mangent plus, (2°) translucide, a fait d. d. avec filament (desquamation intestinale?), un tém. chirurgical (raté du côté g., abandonné, est en mue).
- 16-6 le tém. chir. a mué; (1°) a filé un petit cocon transparent, (2°) jaunâtre comme une nymphe circule encore, (3°) très vagabond est retrouvé jaunâtre comme (2°); ils ont l'air tous deux de rechercher la nourriture.
- 17-6 (1°) a abandonné son cocon (déplacé peut-être en remettant le couvercle, il est prénymphe, (3°) réduit, tête fléchie = prénymphe.
- 18-6 (1°) et (3°) translucides : le soir, (2°) et (3°) = Ny.
- 19-6 (1°) = Ny.
- 20-6 je pèse les nymphes (1°) 0 gr. 16 ♀.
(2°) 0 gr. 225 ♀.
(3°) 0 gr. 19 ♀ moins nette.
- Sur cette dernière, on observe des mamelons sur des sternites abdominaux à l'emplacement des anciennes fausses pattes. Sur une nymphe normale ♀ au même endroit, il existe des touffes de petits poils courts mais pas de mamelons.
- 4-7 Deux des nymphes vivent.
- 8-7 Ayant découvert le papillon A₄₇ je regarde ces nymphes, elles contiennent des **papillons** mort-nés, j'en dégage un, sans essayer de déployer ses ailes et je le conserve, l'autre a été photographiée (Planche II, b).
- A₄₇ 11-6-37 Quatre 37 M₁ 5 j. ap. III^e mue.
(1°) t. b. opé., (2°) b. opé. assez laborieuse à dr., trachées rompues, (3°) t. b. opé., (4°) a. b. opé. laborieuse.
- 12-6 (1°) mue, pas un témoin en mue dans ce lot ni dans celui qui a fait sa III^e mue 12 heures avant, (2°) mange vigoureusement, (3°) se décide en voyant (2°), (4°) peu vigoureux.
- 14-6 (1°) a mué, dép. spontané, (2°) et (3°) ont mangé et mangent encore, (4°) mort sans muer.
- 16-6 (1°) continue son dernier âge mais mange peu, (2°) a filé un minuscule cocon, (3°) a filé aussi, cocon petit mais régulier, un tém. chir., en mue depuis le 14, ne peut se dép. à cause des cicatrices.
- 18-6 matin (2°) = Ny (deux à trois jours après le filage).
- 19-6 (3°) = Ny (3 à 4 j. ap. le filage).
- 26-6 les nymphes sont vivantes, malheureusement, une tombe et se blesse. Je les pèse (2°) 0 gr. 25 ♀ très nette, (3°) 0 gr. 47 ♀.
- 5-7 celle en cocon vit, l'autre se rétracte.
- 8-7 je m'aperçois qu'un **papillon** est sorti du petit cocon, c'est, (3°) une ♀ qui pond des œufs et dont les ailes sont mal dépliées. Morte à Paris le 12 juillet (Planche II, i).
- A₅₀ 23-6-37 Quatre 37 M₂ 5 j. ap. III^e mue.
(1°) b. opé. C. A. vus au micro, gl. mand. légèrement eviscérées, (2°) t. b. opé. C. A. vus micro, (3°) t. b. opé. en 7-8 m. C. A. vus micro, (4°) id., faible hémo. sec.
Les 8 C. A. ont été rapidement montés à l'eau formolée et lut.

- 24-6 tous les opérés montent sur les feuilles, (1°) et (2°) mangent un peu, (3°) monté.
- 25-6 (3°) descendu, est remonté, (1°) et (2°) mangent un peu, (4°) essaie.
- 26-6 (3°) file bourre, (4°) et (2°) un peu chamois.
- 27-6 (1°) a beaucoup grossi, (2°) a filé cocon (8 j. ap. III^e mue).
A ce moment les témoins normaux n'ont pas tous mué, les premiers ont fini leur IV^e mue le 26-6 soir, les tem. chir. ne sont pas encore en mue.
- 28-6 les opérés ne mangent plus, translucides, filent de ci de là.
- 29-6 (4°) moribond, (3°) translucide en haut de la cage, (2°) est en cocon depuis 2 j., flex. c. imminente, (1°) file un cocon léger.
- 30-6 (4°) mort, (3°) a lâché du plafond : crotte sableuse (d. d.), (1°) = Ny mais, en se dépouillant, s'est collée à son cocon qui l'a salie, (2°) toujours en cocon.
- 1-7 je fixe (1°) qui mourra probablement, les deux autres bien.
- 2-7 (2°) vit toujours, (3°) émet encore une crotte rose.
- 4-7 (2°) = prény. flexion partielle de la tête et (3°) morte sans se nymphoser (bien qu'ayant fait d. d.).
- 6-7 (2°) morte, même état.
- A51 23-6-37 Deux 37 M₂ 4 j. ap. III^e mue.
(1°) b. opé. C. A. vus micro, (2°) t. b. opé. C. A. vus micro, réveil rapide.
- 24-6 (1°) est monté hors de la cagette, (2°) mange avec ardeur.
- 25-6 (1°) vit, essaie de manger, (2°) dévore ; 26-6 id. ; 27-6 id.
- 28-6 (2°) mange, très beau.
- 29-6 (1°) translucide, petit, (2°) thorax gonflé comme pour muer.
- 30-6 (1°) = Prény., (2°) a filé cocon assez beau.
- 1-7 (1°) = Ny spontanément dép., (2°) pas encore.
- 4-7 en ouvrant son cocon, je blesse (2°), non encore nymphe, (1°) nymphe, vit.
- 5-7 la blessée vit encore prénymphoïde.
- 7-7 (1°) pèse o gr. 135, ♂ probable.
- 12-7 (1°) semble morte, papillon pas net dessous (photo c, Planche II).
- A64 29-7-37 Deux 37 M₃ 5 j. 1/2 ap. III^e mue.
(1°) b. opé. assez laborieuse, (2°) b. opé. lab. à dr. C. A. vus micro, gardés.
- 1-8 (1°) circule ; 2-8 tous deux réduits, pré-ny.
- 4-8 (1°) = Ny 6 à 7 j. ap. opé. Je la fixe. 5-8, (2°) = Ny dépouillée spontanément.
- 15-8 (2°) vit, je la fixe et garde les exuvies où se voient les cicatrices opératoires.
- A54 23-6-37 Deux 37 M₂ un jour après III^e mue.
(1°) b. opé. anest. insuffisante, un C. A. vu micro, l'autre pas décollé de la pince (pas gros !), (2°) t. b. opé. longue : 10 m., sériciducte bousculé à gauche mais les deux C. A., très petits, vérifiés au micro.
- 24-6 circulent, cherchent à manger, les tiraillements douloureux de la plaie doivent les gêner.
- 25-6 tendance à se promener, (1°) mange ; 26-6, id.

- 27-6 (10) mange encore ; 28-6, (10) mange, (20) mort ; tém. anest. mort (l'anesthésie, peu de temps après une mue, est délicate : la dose optima voisinant la dose toxique).
- 29-6 (10) seul survivant ; 30-6 mange 8 j. après III^e mue.
- 2-7 mort.
- A56, Cas analogue : évadé 10 j. ap. III^e mue (9 j. ap. opération).
- A57 9-7-37 Un 37 M₄ 6 j. ap. III^e mue.
b. opé. C. A. vus micro.
- 10-7 ne mange pas ; 12-7 remuant.
- 15-7 un tém. anest. a mué, l'opéré se promène sur feuilles fraîches sans se décider à manger.
- 20-7 se décide ; les jours précédents, vu son dédain de la nourriture je n'avais pas renouvelé souvent les feuilles.
- 24-7 mange toujours peu mais nettement ; 26-7 id. Il a finalement vécu autant de temps qu'il lui en aurait fallu pour se nymphoser après avoir subi normalement la IV^e mue.
- 29-7 Fixé.
- A59 9-7-37 Quatre 37 M₅ 1 j. 1/2 ap. III^e mue.
(10) b. opé. C. A. vus micro, (20) b. opé. un seul C. A. vu au micro, ggn s-o pris dans une cicatrice, (30) t. b. opé. rapide, C. A. vus micro, (40) t. b. opé. un C. A. vu micro.
- 10-7 (10) et (30) mangent.
- 11-7 tous mangent sauf (20) ; 12-7 mangent.
- 15-7 (10) et (30) mangent, (40) mort, desséché ridiculement petit.
- 17-7 paraissent moins actifs, moins affamés.
- 18-7 je découvre un petit cocon sous une feuille : (10) ; — (20) et (40) morts, (30) cherche à filer (8 à 9 j. après l'opération).
- 21-7 (10) = Ny toute pâle, (30) mort dans son cocon transparent.
- 24-7 (10) pèse 0 gr. 17.
- 7-8 mis en conserve car paraît morte.
- A68 31-7-37 Trois M₅ 2 j. ap. III^e mue.
(10) t. b. opé. pas de délabrement C. A. vus micro, conservés, (20) b. opé. C. A. vus micro, un peu abîmés, (30) t. b. opé. rapide, C. A. très beaux, sur lame.
- 1-8 (30) mange, les autres peu vigoureux.
- 2-8 (30) seul survivant mange avec difficulté.
- 3-8 (30) mange ; 5-8 ne mange plus, a filé quelques cordages.
- 9-8 (30) Ny, crâne larvaire adhérent (4 j. ap. filage), 11 j. ap. III^e mue.
Cas semblable : A₆₀ 2 j. env. ap. III^e mue.

β. Résultats.

La destinée des opérés dépend de l'âge atteint lors de l'opération (fig. 31).

1° Si l'ablation est pratiquée passé le 6^e jour, les sujets meurent ou muent : sur 17 opérés, ont mué : 7 ; ont survécu longtemps

sans manger : 2, dont un est mort, 15 jours après la III^e mue et l'autre a été fixé 18 jours après l'opération, soit 24 jours après sa III^e mue.

2° Si l'allatacorporectomie est pratiquée avant le 6^e jour, les sujets meurent ou subissent une *nymphose anticipée*. Sur 67 opérés à cette époque, un a mué, il devait être légèrement en avance par rapport à ses congénères ;

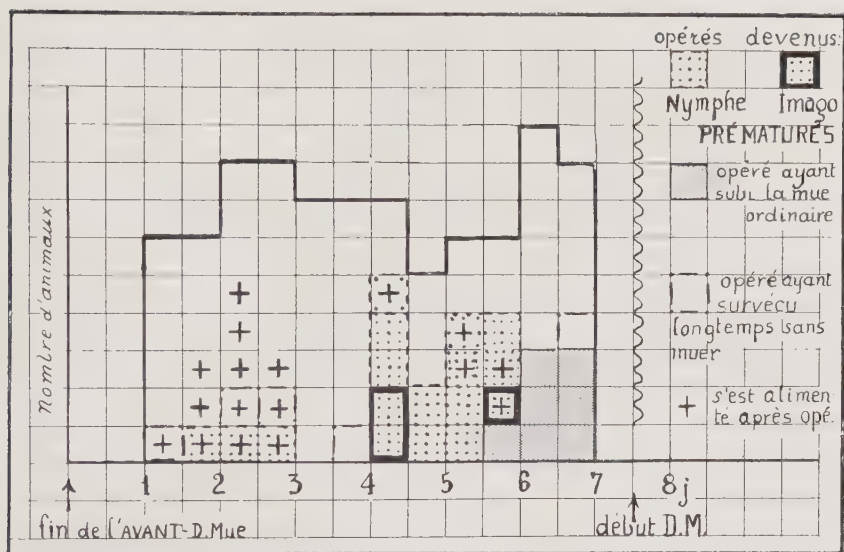


Fig. 31. — Allatacorporectomie double, après III^e (avant-dernière) mue, chez le Ver à soie (Résultats).

16 ont donné des nymphes anticipées, dont 3 sont devenues papillons (Planche II, *b, c, i*).

Le cas de A_{46} nous montre bien l'enchaînement des phénomènes visibles qui précèdent la nymphose anticipée :

Après la période de trouble que paraissent subir les opérés et dans laquelle ils se précipitent sur la nourriture, mais l'abandonnent aussitôt pour circuler fébrilement, nous assistons à une véritable « montée » avec filage d'une « blase » ou de quelques cordages soyeux et expulsion du contenu intestinal, comme chez un ver normal filant au dernier âge ; le jeune ver opéré évacue peu ou pas de liquide réfringent mais un ou deux excréments sableux, rosés tout à fait typiques.

Le cocon, quand il existe, est à la mesure du ver qui le secrète, mais normal de forme et d'aspect sauf l'épaisseur généralement faible. La soie qui le constitue a-t-elle même composition et même structure que celle des cocons normaux? c'est une question que nous n'avons pas les moyens de résoudre.

Par la suite, le ver passe par les stades de translucidité; de flexion de la tête, etc., qui annoncent la mue nymphale (Planche I, *q*).

Plus d'une bête est gênée par les cicatrices plus ou moins vicieuses; on en voit qui grimpent sur les feuilles, cherchent à manger mais n'arrivent pas à trouver la position favorable. Cependant un bon nombre de sujets a repris l'alimentation après l'opération.

Le faible pourcentage de nymphes obtenu ($1/4$) s'explique si on tient compte de l'inanition qu'entraîne très souvent l'opération chez les vers opérés en période d'alimentation indispensable.

Comme pour l'allatacorporectomie au dernier âge, il faut corriger ces résultats de la façon suivante :

Opérés en période d'alimentation facultative 12

Opérés en période d'alimentation indispensable (0 à 5 j. ap.

III^e mue) mais qui se sont réalimentés après l'opération. . . 12

Les 16 nymphes obtenues doivent donc être rapportées à ces 24 opérés, seuls capables de poursuivre leur évolution.

Les sujets opérés en période d'alimentation indispensable, et qui ne mangent plus après l'opération, meurent rapidement d'inanition, sans qu'on puisse déceler extérieurement de modifications dans leur physiologie. Une étude histologique ultérieure, nous permettra peut-être de savoir quels sont les organes qui, *les premiers*, réagissent à l'ablation des C. A.

Quelques sujets qui mangent, mais insuffisamment, arrivent à survivre assez longtemps : 5 à 6 jours et plus.

Puisque nous parlons du jeûne, une question peut se poser : au dernier âge, la période d'alimentation indispensable est de 7 à 8 jours sur 11 jours d'alimentation habituelle. A l'avant-dernier, l'alimentation indispensable est de 5 à 6 jours sur 7, donc relativement beaucoup plus longue (Voir chapitre III, Influence du jeûne). Lorsque l'allatacorporectomie provoque une nymphose prématurée, l'avant-dernier âge devient en fait un dernier âge : la période d'alimentation indispensable reste-t-elle la même ou est-elle raccourcie? en d'autres termes : la corporectomie permet-elle d'obtenir une mue nymphale (et une nymphe) d'une chenille qui, si elle était

mise à jeun sans opération, au même moment, n'arriverait même pas à la mue ordinaire (IV^e) qu'elle était normalement destinée à subir?

On peut, semble-t-il, répondre affirmativement si l'on compare les résultats expérimentaux représentés fig. 31 (p. 147) et fig. 9 (p. 38).

Quant aux « témoins chirurgicaux », si les cicatrices leur permettent de manger normalement, ils muent avec peu ou pas de retard sur les témoins intacts.

3^e Destin lointain des opérés.

a) *Cas des « muats »*. — Ayant surtout cherché à obtenir des nymphes prématurées, nous avons opéré peu de vers juste avant la IV^e mue : 7 opérés seulement (sur 90) ont, malgré l'opération, accompli la IV^e mue. L'exuviation fut très gênée par les cicatrices encore fraîches, puisque l'opération remontait au plus à 24 heures avant le début de la mue — qui dure elle-même 48 heures. Cependant, quelques sujets réussirent à franchir cette épreuve et reprirent l'alimentation avec une difficulté manifeste ; ils sont morts malingres avant le filage ; un seul a atteint l'état d'imago ♀ après un dernier âge de 17 jours et demi suivi d'une nymphose de 16 jours.

Les témoins chirurgicaux, opérés « à blanc » au même âge, sont eux-mêmes gênés par leurs cicatrices et, rarement présentent une évolution normale. Aussi, pour pouvoir conclure, ces expériences d'ablation peu avant la IV^e mue devront être complétées quand une technique améliorée permettra de diminuer les difficultés du dépouillement.

b) *Nymphes anticipées* (Planche II, b, c). — Leur aspect est comparable à celui des nymphes normales : les antennes, les étuis des ailes sont bien développés et à leur place habituelle ainsi que les yeux composés, les pattes, les stigmates et les anneaux abdominaux : les sternites de ceux-ci montrent les plis permettant le plus souvent de différencier les sexes alors qu'au moment de l'opération il n'y avait pas de caractères sexuels secondaires. Les ♀ sont les plus nombreuses.

Le poids de 10 nymphes anticipées oscille entre 0 gr. 10

(♂ le plus léger) et 0 gr. 47 (♀ la plus lourde) : 0 gr. 10 ♂, 0 gr. 16 ♀, 0 gr. 17 ♂, 0 gr. 19, 0 gr. 22 ♀, 0 gr. 25 ♀, 0 gr. 47 ♀.

Comparativement les poids de 20 nymphes normales oscillent entre 0 gr. 73 (♂ le plus léger) et 1 gr. 57 (♀ la plus lourde).

Le poids des nymphes anticipées est donc au voisinage du $1/7$ au minimum et du $1/4$ au maximum de la normale.

Remarque : Les nymphes provenant de vers du dernier âge non opérés, mais n'ayant bénéficié que de l'alimentation indispensable, pèsent de 0 gr. 40 ♂ à 0 gr. 90 ♀ (fig. 32).

Des papillons ont pu se développer dans ces nymphes : deux sont morts prisonniers de la dépouille nymphale ; un troisième s'est dépouillé seul et a vécu plusieurs jours ; c'était une ♀ qui, après avoir expulsé son méconium, a pondu des œufs infécondés de taille sensiblement normale. Pour cette bête, la nymphose a duré 15 jours.

Un certain nombre de nymphes ont été fixées pour l'étude histologique, d'autres manifestement ont souffert des manipulations qu'elles subissaient du fait de la curiosité qu'elles suscitaient et les nymphes nues ont pâti certainement de la chaleur et de la dessiccation. Dans des conditions meilleures, on obtiendrait, probablement, une plus forte proportion d'imagos anticipés.

4° Réduction de la durée de développement par le fait de nymphose anticipée.

L'ablation des C. A. n'amène pas une nymphose prématurée immédiate, le délai nécessaire est même d'autant plus important que l'opéré était moins développé (pris moins de temps après la III^e mue).

Souvent l'animal doit s'alimenter quelques jours après l'opération avant que puisse apparaître le complexe physiologique annonciateur de la métamorphose : activité locomotrice, « montée », filage de la bourre, évacuation intestinale finale, filage, translucidité tégumentaire, flexion de tête, etc... Tout cela prend du temps et quand la nymphe se produit, l'époque de la IV^e mue (omise par l'opéré) est passée chez les témoins depuis plusieurs jours.

Néanmoins, la nymphe anticipée économise une grande partie de la durée du dernier âge qu'elle aurait dû normalement vivre.

Voici du reste les chiffres : Les mues nymphales se sont produites ; 7 j., 7 à 9 j. A₁₈ ; 7 à 8 j., 7 j., 8 à 10 j. A₃₆ ; 9 et 11 j. (opéré précoce) ; 6 à 7 j. A₆₄ ; 8 à 9 j. (opéré précoce) après l'opération.

Les délais les plus faibles sont ceux présentés par les opérés qui n'ont pas mangé.

L'âge mixte (avant-dernier devenu dernier) qu'ont vécu les opérés a duré, de la III^e mue à la mue nymphale anticipée :

8 + 2	à 11 + 2 = 10 à 13 j.	pour les opérés précoces
6 + 6	à 10 + 4 = 12 à 14	» » d'âge moyen

durées en somme assez semblables.

L'avant-dernier âge aurait dû durer 7 à 8 jours, la IV^e mue 2 jours et le dernier âge 18 à 19 jours, total 27-29 jours.

Les anticipés gagnent donc 13 à 19 jours (quinzaine) soit environ 1/3 de la durée de leur vie larvaire qui se termine en 30-32 jours au lieu de 48-50 jours.

§ 4. — *Ablation des corpora allata après la II^e mue.*

Devant les résultats obtenus en opérant des vers à l'avant-dernier âge, nous avons voulu savoir quelles seraient les conséquences de l'ablation des C. A. chez des vers encore plus jeunes.

La technique opératoire est toujours la même, mais l'opération est rendue très difficile par l'exiguïté du champ opératoire, la tête n'ayant, après la II^e mue, que 1 mm. 1/2 de large environ.

Dix opérations ont pu être menées à bien : voici sommairement leurs résultats.

A₂₀₁ (un) s'est réalimenté, a survécu 8 jours.

A₂₀₂ (un) a mué, puis est mort.

A₂₀₃ (deux) (1^o) mort (2^o) a mangé 3 jours et s'est nymphosé 9 jours après l'opération (c'est-à-dire 13 jours ap. II^e mue après avoir simplement filé une bourre).

A₂₀₄ (un) a un peu mangé (Fixé) pour étude histologique.

A₂₀₅ (un) mort sans avoir mangé.

A₂₀₆ (quatre) un seul a mangé pendant 6 jours, et s'est nymphosé,

en cocon léger, 12 jours après l'opération (c'est-à-dire 14 j. ap. II^e mue). La vie larvaire des 2 nymphes, de l'éclosion à la mue nymphale, a été de 25 jours environ (témoins de même ponte : 55 à 60 jours).

Quelques détails sur ces nymphes : celle de la série A_{203} s'est en partie dépouillée seule, le crâne larvaire est resté partiellement adhérent (figure 32 et Planche II, *e*, *e'*). Son poids, quelques heures

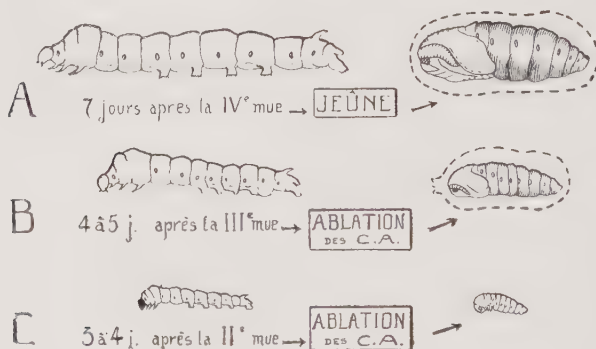


Fig. 32. — Nympe à terme et nymphes prématurées.

Figure permettant de comparer les résultats de nos opérations (B et C), à celui (A) de l'inanition d'un ver ayant atteint la taille juste suffisante pour que sa métamorphose soit possible. — A gauche : la taille des vers à soie au début du traitement diététique ou chirurgical. — A droite : les nymphes qu'ils sont respectivement devenus (les traits discontinus indiquent le contour de leur cocon).

après la mue nymphale, était de 25 milligrammes (0 gr. 025 !) environ le 1/40 du poids d'une nymphe normale. Elle a été fixée.

La nymphe A_{206} a été dépouillée artificiellement sous binoculaire, le crâne larvaire a pu être enlevé, la tête de la nymphe était assez déformée, mais les antennes étaient nettement du type nymphal ; les ailes bien développées, le sexe assez net (♀). Poids : 65 milligrammes.

Ainsi, l'allatacorporectomie, à ce stade jeune, peut provoquer aussi la nymphose anticipée, sans que l'organisme de la chenille ait besoin de croître considérablement.

Le Ver à soie est-il apte à la nymphose dès la première mue ou

même dès l'éclosion ? Notre expérimentation n'a pu aller jusque-là. Peut-être pourra-t-elle un jour se réaliser sur un matériel favorable à gros œufs et à grosses larves.

Conclusion des §§ 3 et 4.

L'allatacorporectomie précoce permet la suppression d'une ou plusieurs mues et une métamorphose anticipée complète (nymphe puis imago). L'anticipation de la mue nymphale est telle que la durée de la vie larvaire peut n'être que *la moitié* de la normale :

Et nous pensons que nos expériences démontrent clairement le rôle inhibiteur joué, à l'égard de la métamorphose, par les C. A. dans les stades jeunes de *Bombyx mori*.

§ 5. — *Allatacorporectomies unilatérales.*

1° *Au dernier âge*, 6 opérations unilatérales ont été réalisées :

Deux opérés 1 j. après D. M., n'ont pas mangé et sont morts.

Deux opérés 2 j. après D. M. : l'un a trop peu mangé, mort rapidement ; l'autre a mangé plus ou moins régulièrement pendant 8 à 10 jours ; il a pu, 18 jours après l'opération (exactement comme un témoin anesthésié), donner une nymphe (25 jours après la D. M.) ; 15 jours après la mue nymphale, il en sortit un papillon ♂ qui s'est accouplé avec une ♀ A₃ opérée bilatéralement (œufs pondus fixés). L'autopsie du papillon A'₄ (fig. 33) a montré effectivement l'absence du C. A. gauche et la présence du droit.

Un opéré le 10^e j. ap. D. M. (A'₉) a donné une nymphe.

Un opéré le 13^e j. ap. D. M. (A'₃₁) a donné une prénymphe.

Ces quelques exemples montrent que l'allatacorporectomie unilatérale au dernier âge, comme il fallait s'y attendre, n'a pas plus d'influence notable que l'allatacorporectomie double.

2° *A l'avant-dernier âge* : 23 opérations unilatérales.

a) Opérés tardivement 24 à 36 heures avant la D. M. (11 cas : 4 ont mué).

A'₂₂, quatre sont morts ;

A'_{22 bis} sur quatre, un a mué mais son crâne est resté adhérent et il est mort par la suite ne pouvant assez manger. A'_{24 bis} les deux ont mué, un s'est dépouillé seul (ont disparu).

A'40 (un), a mué le lendemain mais n'a pu se dépouiller.

b) Opérés vers le 4 ou 5^e jour après III^e mue.

A'46 (deux) un a mué, l'autre n'a pas mangé, mort par la suite.

A'51 (trois) un est mort sans avoir mangé, 3 jours après l'opération, un autre a vécu 9 jours, actif, sans manger ni muer ; le 3^e, qui avait eu l'œsophage légèrement crevé, s'était bien rétabli et a

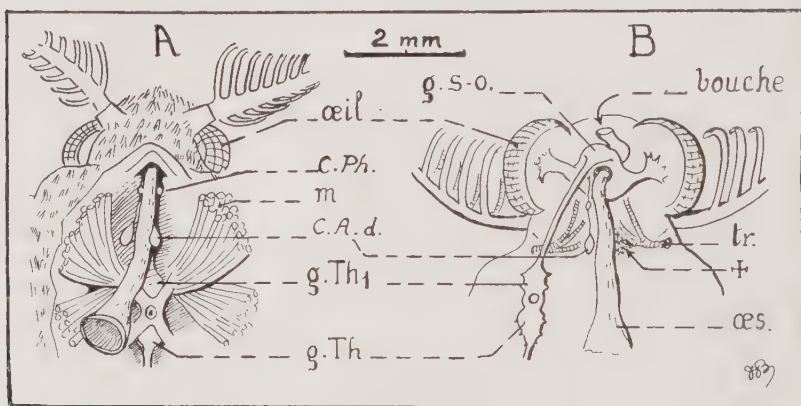


Fig. 33. — Situation anatomique des corpora allata chez l'imago de *B. mori*.

A, Sujet normal : disséqué par la face dorsale ; les C. A. sont franchement thoraciques ; les corps pharyngiens sont relativement beaucoup plus petits, et les C. A. relativement beaucoup plus gros que chez la chenille ; le corps pharyngien est plus distant du C. A. correspondant que chez la chenille.

B, Nécropsie du papillon A'4 (allatacorporectomie unilatérale au dernier âge) dissection par la face ventrale tête fortement défléchie.

g. s. o. = ganglions sous-œsophagien ; *g. th*₁ = ggn prothoracique ; *g. th.* = autres ggns thoraciques ; *c. ph.* = corps pharyngiens ; *m.* = muscles alaires ; *C. A. d.* = corpus allatum droit ; *tr.* = tronc trachéens céphaliques ; ✕ = tissus cicatriciels pigmentés à la place du C. A. gauche enlevé.

mangé irrégulièrement du 2^e au 6^e jour après l'opération ; mort ensuite.

A'57 (deux) n'ont ni mangé ni mué, morts.

A'58 (un), sans avoir mangé, a donné une nymphe nue 7 j. après l'opération (12 à 13 j. après III^e mue). C'est le seul 1/2 opéré qui ait donné ce résultat ; la fiche portant : « j'ai été dérangé pendant ces opérations », il est possible que l'enlèvement du 2^e C. A. ait été exécuté mais non noté.

c) Opérés précoces : 1 à 2 jours après III^e mue, les quatre opérés sont morts assez rapidement sans avoir mangé.

Remarque : la plupart des opérés unilatéralement subissaient un traumatisme bilatéral analogue à celui nécessaire à l'opération bilatérale, chez beaucoup le 2^e C. A. avait été cherché, parfois pincé.

Ces traumatismes ont, en général, eu pour conséquence une suppression de l'alimentation, néanmoins pour les opérations pratiquées au 5^e jour, la réalimentation n'étant pas indispensable pour obtenir la nymphose anticipée, on doit reconnaître que la *présence d'un seul C. A. même plus ou moins isolé, lésé, semble suffire à empêcher cette nymphose prématurée* (nous venons de voir que la seule exception A'₅₈ n'était pas absolument sûre).

La mue, au contraire, se produirait fréquemment après l'opération unilatérale tardive : 4 cas sur 11 (plus du 1/3), c'est-à-dire les mêmes proportions que pour les opérés bilatéraux et bien que les traumatismes soient équivalents.

Ces constatations sont un argument en faveur de la voie humorale pour le rôle inhibiteur des C. A. et ne sont pas en faveur de cette même voie humorale pour le facteur de mue : un seul des C. A. devrait suffire à assurer plus ou moins tardivement la mue.

Des expériences ultérieures d'ablation unilatérales (d'ailleurs beaucoup plus faciles que les autres si on ne tient pas à vérifier la présence du 2^e C. A.) pourront probablement apporter la décision.

§ 6. — *Ablation des corpora allata chez les vers à 5 mues (quinquemnants).*

1^o Tout d'abord l'ablation des C. A. chez quelques vers après leur V^e mue n'a pas troublé leur évolution :

A₂₆ 2 opérés : 2 Ny.

A₁₂ 3 opérés : 2 papillons.

2^o Nous avons pratiqué l'allatacorporectomie double chez 12 vers après la III^e mue *bis*. Chez ces vers, la III^e mue *bis* se produit après la III^e, en avance par rapport aux congénères qui subiront à la place, la IV^e et dernière mue. Le nombre de jours séparant une III^e *bis* de la suivante (V^e et dernière) est à peu près semblable à celui séparant une III^e d'une IV^e et dernière (normale) : 7 à 8 jours.

L'âge de l'opération s'échelonne de 1 à 6 jours après la mue III *bis*.

Quel que soit l'âge, entre ces limites, nous avons pu obtenir des

nymphes anticipées exactement comme si l'opération avait été pratiquée après une III^e mue.

Nous transcrivons ici l'histoire des trois groupes d'opérés qui ont fourni ces résultats.

- A604 4-11-37 Trois 37 M₅C² 2 à 3 j. après III^e mue *bis*.
 (1^o) opé. correcte, (2^o) t. b. opé., les deux C. A. vus micro.
 (3^o) t. b. opé. C. A. vus micro.
 5-11 (1^o) mange ; 6-11 id.
 7-11 (1^o) actif mange, les deux autres sur le flanc.
 9-11 (1^o) mange ; 11-11, (1^o) file.
 12-11 a filé un joli petit cocon ; 14-11 pas Ny.
 15-11 matin, = Ny (14 j. après III^e mue *bis*).
 5-12 molle, mais probablement morte.
- A601 1- 8-37 Deux, 37 M₅ 3 j. après III^e mue *bis*.
 (1^o) b. opé. assez rapide, (2^o) t. b. opé. sûre, rapide.
 2- 8 bien, 3-8 (2^o) survit seul et ne mange pas.
 5- 8 ne mange pas, un peu ambré.
 9- 8 (2^o) = Ny (11 j. après III^e mue *bis*).
 15- 8 paraît vivante, ne réagit guère, fixée.
- A605 4-11-37 Deux, 37 M₅C² 6 j. après III^e mue *bis*.
 (1^o) b. opé. les deux C. A. bien nets sur lame, (2^o) t. b. opé. volet hypodermique pas déchiré, les C. A. bien nets sur lame.
 6-11 vivent, ne mangent guère.
 7-11 crotte sableuse très nette, une autre à demi sableuse.
 8-11 (1^o) flasque, paraît mourant.
 9-11 (2^o) file, 10-11 (1^o) n'est pas mort, peau plissée mue nymphale proche, (2^o) en cocon.
 11-11 (1^o) = Ny nue authentique, pas dépouillée, (2^o) en cocon. Je dépouille (1^o) sous bino. avec pince et pinceau, la peau est d'une minceur extrême, je réussis à dégager tête sans déchirure au niveau des cicatrices, sexe incertain (♂ probable), poids : 0 gr. 29.
 12-11 (2^o) pas encore Ny, 13-11 (2^o) = Ny spontanément dépouillée.
 14-11 poids : 0 gr. 12.
 5-12 (2^o) molle doit être morte, rétractée aux ailes, je la mets en conserve, 22 j. après la mue nymphale.

Conclusion. — La « cinquième » mue des quinquemuants correspond à la IV^e des quadrimuants ; la « quatrième » mue des quinquemuants correspond à la III^e des quadrimuants : il est logique de la nommer III^e *bis*.

D. — Discussion générale.

Considérons maintenant des travaux poursuivis pendant la même période et publiés avec une légère avance par rapport aux nôtres (PFLUGFELDER, juin 1937 et septembre 1937), la seconde note étant la continuation de la première, nous les discuterons en bloc.

Le travail a porté sur un insecte à métamorphoses incomplètes, le Phasme *Dixippus morosus* B.

PFLUGFELDER a d'abord fait une étude histologique et embryologique des C. A. et des corps pharyngiens qu'il appelle *corpora cardiaca*. Nous avons, à propos du sympathique, fait état de ses conclusions.

Exp. n° 1 : ablation des C. A. (10 cas) chez des adultes immédiatement après la mue imaginale (VI^e mue). Les opérés pondirent après avoir mangé et augmenté de poids comme les témoins ; ils vécurent seulement un peu moins.

L'histologie montre que les autres organes n'avaient pas subi le contre-coup de l'ablation des C. A.

Exp. n° 2 : l'ablation des C. A. et des corps pharyngiens chez l'adulte donne les mêmes résultats que l'ablation des C. A. seuls.

Exp. n° 3 : les C. A. sont enlevés au 5^e ou au 6^e stades larvaires (après la IV^e ou la V^e mue) ; le développement se poursuit, jusqu'à l'adulte, avec quelque retard ; taille, ponte, durée de la vie sont peu modifiés ; cette expérience correspond à nos ablations chez le Ver à soie au dernier âge.

Même résultat pour l'ablation C. A. + C. Pharyngiens.

Exp. n° 4 : 45 sujets opérés 3 jours après II^e mue, longueur 2 cm. 7 à 2 cm. 9) subirent, en retard, les deux mues suivantes qui, d'après PFLUGFELDER, correspondent à la III^e et à la IV^e, et ensuite, la ponte se produisit chez deux sujets ; d'autres moururent « de n'avoir pu pondre » (les œufs étaient petits, la moitié des normaux).

La morphologie des opérés est très modifiée à la longue, du fait d'un gros développement en épaisseur.

PFLUGFELDER conclut : *les deux derniers stades font défaut*, la maturité sexuelle se produit presque à la même date que chez les normaux.

Exp. n° 5 : la réimplantation des C. A. du même stade larvaire n'a pas rendu possible la mue.

Exp. n° 6 : section au 3^e stade (c'est-à-dire après la II^e mue) des nerfs qui vont aux C. pharyngiens et aux C. A. Les animaux muèrent encore deux fois et moururent avant d'atteindre la maturité sexuelle peut-être à cause de l'ablation des *C. cardiaca*. L'innervation paraît nécessaire à leur fonctionnement bien que les C. A. eussent atteint la taille du V^e stade (il y a donc eu croissance sans innervation).

Les plus récentes expériences (sept. 1937) ont porté sur *Dixippus morosus* B. au 1^{er} et au 2^e stade : leur intérêt est considérable car ce sont très probablement les plus jeunes animaux à qui on

ait enlevé, jusqu'ici, les C. A. Ces jeunes opérés ont mué encore deux fois, avec retard il est vrai, et quand ils ont mué pour la 3^e fois (par exemple pour les opérés après la I^{re} mue), ils ressemblent en taille et aspect général à des sujets normaux ayant passé la III^e mue.

Quelque temps après, et environ au même moment que chez les témoins, qui, dans l'intervalle, ont subi deux autres mues, apparaît la coloration rouge des surfaces internes des pattes antérieures, coloration qui va de pair chez les témoins avec une « croissance renforcée des œufs ».

Ces Phasmes, opérés précocement, meurent avant d'atteindre la maturité sexuelle; leur corps adipeux est alors fortement dégénéré comme il commence à l'être, chez les témoins, bientôt après la dernière mue larvaire.

De ces expériences PFLUGFELDER conclut que les C. A. représentent un facteur important pour la réalisation de la mue, que le facteur n'est pas sûrement une hormone au sens étroit qu'on lui donne chez les Mammifères, que les deux mues que subissent les opérés ne peuvent s'expliquer par un reste, dans le sang, de cette « hormone » qu'en admettant l'existence d'un facteur antagoniste en retardant l'action.

D'après ses expériences, il ne peut admettre l'hormone de reproduction de WIGGLESWORTH et il est sceptique en ce qui concerne l'hormone inhibitrice de la métamorphose.

Il insiste, en terminant son article, sur l'importance du métabolisme et de ses variations sur l'activité des C. A.

Nos travaux, faits sur un Lépidoptère, donc un Insecte à métamorphoses complètes, et ceux de PFLUGFELDER sur un Insecte où les caractères adultes apparaissent progressivement, se complètent très heureusement et des conclusions importantes peuvent être tirées de leur comparaison.

Remarquons d'abord que cette comparaison apporte une confirmation par arguments d'ordre physiologique de la correspondance établie par les morphologistes et les biologistes entre les stades des holométaboles et des hémimétaboles : *Bombyx mori*, race européenne normale et *Dixippus morosus* ont le même nombre total de mues (six).

Pour la mue imaginale (VI^e pour *Dixippus morosus* comme pour nos Vers à soie européens quadrimuants), l'apparition d'organes spéciaux aux adultes, de l'activité génitale, permettent une homologation facile. Pour le stade précédent, l'apparition chez certains de moignons d'ailes non fonctionnels, l'état microscopique compa-

nable du développement de la glande génitale, a fait parfois adopter le terme de nymphe, même pour les hémimétaboles. Physiologiquement, cette assimilation se trouve justifiée par l'époque (la mue) à partir de laquelle le rôle inhibiteur cesse : après la IV^e mue chez *D. morosus* (exp. n° 3 de PFLUGFELDER) et chez *B. mori*.

En comparant les résultats de PFLUGFELDER et les nôtres on aurait pu croire à un décalage d'un âge pour la cessation du facteur inhibiteur : avant-dernier âge chez *Dixippus*, dernier âge chez le Ver à soie ; cela provient de ce que chez le Ver à soie, on considère la vie larvaire (donc, le dernier âge) terminée par la mue nymphale.

Il est indispensable de faire ces remarques avant d'entreprendre la discussion qui suit.

La métamorphose prématurée après l'ablation des C. A. est-elle un phénomène général, se produit-elle chez *Dixippus* ? Privé de ses C. A. après la IV^e mue, *D. morosus* accomplit les deux mues qu'il lui restait à subir : dernière mue nympho-larvaire et mue imaginale. *B. mori*, opéré au dernier âge (après IV^e mue), fait de même.

Pour les opérations plus précoces (après III^e mue), antépénultième âge pour le Phasme, avant-dernier âge larvaire pour le Ver à soie, les sujets accomplissent encore deux mues. PFLUGFELDER pense que ce sont deux mues quelconques, la IV^e et la V^e de ses *Dixippus*. Pour nos Vers à soie, il n'y a pas de discussion possible : ce sont la mue nymphale (V^e) et la mue imaginale (VI^e) et, si l'opération est pratiquée avant que la mue IV^e ne soit décidée, l'opéré ne présente jamais ultérieurement une mue ordinaire et la mue nymphale.

De même les deux vers opérés peu après la II^e mue ont présenté d'emblée une mue nymphale. *Chez le Ver à soie ce sont donc les mues larvaires qui sont escamotées.*

PFLUGFELDER pense que, chez *Dixippus*, les 2 mues accomplies après l'opération sont la IV^e et la V^e et que celle qui manque est la VI^e (imaginale). Dans son esprit, les opérations fournissent, non des imagos plus ou moins imparfaits, mais des larves à appareil génital mûr du fait que les stades qu'elles ont vécu ont été plus longs — s'ils ont été moins nombreux — que normalement.

PFLUGFELDER ne nous dit pas s'il a spécialement recherché les caractères d'adulte ; il nous donne cependant une figure assez démonstrative : bien que les « 6^e stades » obtenus à partir d'opérés après la III^e mue aient la taille des 6^e stades normaux, ils présentent des valves de l'oviscapte beaucoup plus voisines de celles d'un

adulte (taille à part). PFLUGFELDER pense, après hésitations, qu'au cours du retard subi par les mues chez les opérés, le développement s'est continué et que ces opérés se trouvent plus avancés, pour une mue de numéro donné, que les témoins.

La métamorphose est difficile à déceler chez des animaux à métamorphoses incomplètes ⁽¹⁾ mais la particularité anatomique indiquée ci-dessus, qui paraît avoir une assez grande valeur, ne doit pas être la seule. D'autres caractères, dont PFLUGFELDER ne parle qu'à propos des opérés précoces (dégénérescence du tissu adipeux et coloration rouge des pattes antérieures), fournissent des confirmations.

Nous pensons donc que la mue qui a été sautée est la IV^e et que ce sont les *deux dernières* qui se sont produites, par conséquent que les opérés de PFLUGFELDER, comme les nôtres, ont subi une métamorphose anticipée.

Opérés après la II^e mue les *Dixippus* se comportent de même : la maturation sexuelle est atteinte dans les cas favorables ; deux mues larvaires sont alors sautées.

D'après ce que nous dit Pr. des opérés les plus précoces, il semble bien que, lorsqu'ils meurent après deux mues, ils sont au stade atteint par les normaux après la dernière mue ; s'ils avaient vécu, il est très possible que les fonctions sexuelles aient pu être accomplies.

E. — Conclusion.

En conclusion de cette discussion et de ce chapitre : Nous avons la conviction que nos résultats ne s'opposent pas du tout à ceux de PFLUGFELDER mais les expliquent d'une façon normale et que l'action inhibitrice — probablement humorale — des C. A. a de grandes chances d'être une réalité chez tous les Insectes.

Pour confirmer cette hypothèse nous avons soumis les sujets à l'épreuve contraire, c'est-à-dire, au lieu de la soustraction, à l'addition des C. A. C'est l'objet du chapitre suivant.

⁽¹⁾ Et spécialement chez *D. morosus* où elle est morphologiquement très atténuée.

CHAPITRE IX

ESSAIS DE TRANSPLANTATION DES *CORPORA ALLATA*

A. — HISTORIQUE.

B. — RECHERCHES PERSONNELLES.

§ 1. — *Technique* (p. 162).

§ 2. — *Compte rendu des expériences.*

α. Histoire des opérés (p. 162).

β. Résultats (p. 165).

1° Importance de l'âge du greffon (p. 165).

2° Age limite de sensibilité du porte-greffe (p. 166).

3° Le greffon agit sur les phénomènes postérieurs à la dernière défécation (p. 167).—

4° Prolongement considérable, à l'état larvaire, de la vie du porte-greffe (p. 167).

5° Métamorphoses partiellement entravées (p. 168).

6° Efficacité des greffons en fonction de la précocité de leur stade.

7° Adultes obtenus (p. 169).

C. — CONCLUSION (170).

A. — Historique.

WIGGLESWORTH (1936), qui n'a pu réussir à enlever le *corpus allatum*, bien qu'une ablation soit souvent moins aléatoire qu'une greffe, a réalisé cette transplantation chez *Rhodnius* avec succès. Il décrit une technique bien adaptée à l'animal utilisé.

B. — Recherches personnelles.

Les transplantations n'ayant pu être abordées par nous que tardivement, les résultats que nous donnons constituent des essais publiés ici parce qu'ils complètent l'importante expérimentation qui précède.

Bien des points pourront être précisés, des questions révisées par

le moyen des transplantations, mais une étude méthodique telle que nous la projetons demanderait de longs mois et justifierait à elle seule un important mémoire.

§ 1. — *Technique.*

La technique finalement adoptée consiste en une dissection, sous binoculaire, d'une tête de Ver, à l'avant-dernier âge, de façon à en extraire une petite masse de tissus céphaliques enrobant les deux C. A. sans aucune parcelle de crâne, ni de cérébroïdes, ni de conduits glandulaires (séricigènes et mandibulaires).

Ce petit grumeau est ensuite transporté dans un sujet endormi et allongé sur la plaque d'opération et qui présente un flanc à l'opérateur. L'implantation se fait généralement à l'abdomen mais des essais furent pratiqués dans presque tous les segments.

Espérant obtenir, comme WIGGLESWORTH, un stade larvaire supplémentaire, nous avons greffé des vers du dernier âge, mais spécialement choisis parmi ceux qui avaient fait 5 mues (au lieu de 4 normalement) pour arriver à ce dernier âge. Si ces vers, après greffe, avaient présenté une mue du type larvaire, au lieu d'une mue nymphale, l'action du greffon aurait été plus démonstrative qu'avec des vers à 4 mues, qu'on pouvait considérer comme ayant une mue en réserve. Mais les résultats se sont bornés, et encore dans certaines conditions seulement, à une prolongation considérable du dernier âge larvaire. A cet égard nos expériences ne sont pas négatives comme celles de PFLUGFELDER qui a tenté la greffe sans résultats appréciables.

§ 2. — *Compte rendu des Expériences.*

α. Voici, du reste, les fiches de quelques opérés.

P403	20-10-37	Un 37 M ₁ a ² (1) III-1/D-7 (1) 7 j. ap. D. M. greffon en anneau M ₃ b ² placé à droite en Abd 1/2. Lut.
21-10		circule; 22-10 id. mange un peu.
23-10		mange assez bien.
24-10		beau ver, mange; 25-10 ne mange guère; 26-10 id.
27-10		je trouve crotte sableuse (d. d.), le ver est chamois (14 j. ap. D. M.).

(1) Voir Liste des abréviations, page 17.

28-10 monte. Fixé aussitôt. A donc mangé 3 à 4 jours et a terminé période d'alimentation indispos.

Cas analogue (sans nymphose) : P₄₀₁ III-1/D-9 a fait d. d.

P₄₀₄ 20-10-37 Deux 37 M₄b² III-1/D-12 (d. d. passée); greffon anneau placé à droite Th/Abd. Lut.

22-10 (2°) a refilé, (1°) voulant s'évader de son cocon j'ai luté le cocon.

23-10 (1°) et (2°) mobiles dans leur cocon; 25-10 pas encore Ny.

26-10 (1°) = Ny mais non dépouillée, (2°) noir.

27-10 je dépouille sommairement (1°) la blesse et la fixe, (2°) est dure, morte, je la dépouille = Ny sans aucun doute. La plaie de la greffe montre le crâne implanté, la peau larvaire qui recouvre la nymphe est du type charnu (conservée).

P₄₀₅ 21-10-37 Deux M₄b² 2(III-1)/D-13.

(1°) en cocon léger, d. d. le 20 deux greffons en anneau orientés à droite Th/Abd, lut, (2°) cocon commencé la veille, deux greffons M₅b² en anneaux orientés à droite Abd 1/2, lut.

22-10 montent dans la cage, le 23-10 ne refilent pas.

24-10 tendent vers nymphose; 25-10, 26-10 id.

28-10 noirâtres avec mouvements de fouet, je les dépouille, (1°) = Ny authentique, exuvie demi-charnue, (2°) = Ny moins parfaite, exuvie charnue, liquide exuvial très abondant, ailes peu développées mais antennes de nymphe et autres caractères de nymphe.

P₄₂₀ 7-11-37 Trois 37 M₅b² III-3/D-0.

(1°) greffon M₅e² très réduit sans tube digestif (procédé n° 2) placé en Abd 4 à droite, (2°) greffon M₅e² très réduit sans tube digestif, placé au cou à gauche en avant stigmates prothoraciques, (3°) greffon très réduit M₅e² avec grands lambeaux de peau au cou et à gauche.

8-11 (1°) mange, ses mouvements le font saigner un peu.

9-11 (1°) m. ++; 10-11 (2°) mort, (1°) m. ++; 11-11 id.

12-11 id. (3°) mort; 13-11 (1°) m. ++ (6 j. ap. D. M.).

16-11 (1°) seul survivant, ne mange plus.

17-11 10 j. ap. D. M. (1°) expulse excrément mou mais verdâtre.

18-11 peu mobile; 20-11 semble avoir perdu un peu de liquide rosé.

21-11 aspect fripé en avant.

23-11 vitalité faible, marche doucement si on l'excite, je le fixe.

Cas semblables : P₄₂₅ III-1/D-1; P₄₂₆ III-2/D-4; P₄₃₁ III-0/D-1, un a mangé 10 jours après opération, mort 12 jours après opération.

P₄₃₂ III-0/D-5 a mangé plus de trois semaines après opération, d. d. atypique, 25 jours après opé. Fixé (photo u, Planche I).

P₄₂₄ 11-11-37 Deux M₅a² III-4/D-4.

(1°) greffon très réduit, parcelles de crâne attenant, placé en Abd 5 à droite, (2°) bon greffon réduit placé à gauche en Abd 7, place faite aux ciseaux mousses. Les greffés en Abd 7

présentent moins de torsion et de constriction au niveau de la plaie que les greffés en Abd 5.

- 12-11 (1°) mange ++, (2°) mange 0; 13 et 14-11 : id.
 15-11 16-11 id., (1°) mange +++ et grossit, (2°) vit mais peau plissée et rétractée; 17-11, 19-11 : id.
 20-11 (1°) appétit moins fort, assez beau (13 j. ap. D. M.).
 21-11 file des cordages, translucide ambré.
 22-11 cocon mince; 24-11 = prény. (Planche I, q) (photographiée).
 15-12 papillon à cicatrice à peine visible sous les plumes.
 17-12 soir : je le fixe n'ayant pu lui trouver de ♀.

- P₄₂₂ 10-11-37 Trois 37 M₅b₂ III-6/D-8.
 (1°) greffon très réduit sans tube digestif placé en Abd 4 à g.
 (2°) greffon très réduit chitine dure très réduite Abd 4 à dr.
 (3°) greffon comme (2°) mais placé tout en arrière à g. Abd 7.
 11-11 ne mangent pas; 12-11 id. tendance à circuler.
 13-11 circulent; 14-11 deux ont fait d. d. nette 14 j. ap. D. M. ambrés.
 15-11 les deux filent; 16-11 deux en cocon, (2°) réagit, devient violacé; 17-11 id. pas nymphes.
 19-11 (1°) = Ny en cocon, (2°) libre encore très mobile, (3°) pas encore dépouillée, en cocon.
 21-11 (2°) mort, « fondu », (1°) et (3°) = Ny, cicatrices minuscules.
 4-12 (1°) = Papillon ♀, légère cicatrice à l'extrémité post. gauche, elle pond, je la mets avec P₄₆₁.
 6-12 (3°) = Papillon sorti, ♀ aussi. Je fixe (1°).
 7-12 j'ajoute ♂ témoin; 8-12 fécondation; 9-12 ponte (gardée).
 11-12 soir : fixé le dernier papillon, (3°).

Cas semblables : P₄₆₁ deux, III-7/D-9, résultat : 2 Ny, un papillon ♀;

P₄₅₁ un 2 (III-6)/D-13 : une nymphe (Planche I, n).

- P₄₂₈ 14-11-37 Un 37 M₃b₃ III-6/D-6 greffon bien préparé sans crâne (procédé n° 3), Abd 6 à g. Hémo. nulle.
 15-11 mange ++; 16, 17-18, 19-11, 21-11 mange peu.
 23-11 ne mange guère (15 j. après D. M.).
 26-11 mort.

- P₃₀₄ 18-10-37 Deux 37 M₄a² 5 (II-3)/D-13,5.
 (1°) 5 têtes greffées à droite Abd porte-greffe 2 j. après d. d.,
 (2°) 1 j. ap. d. d., 5 têtes transplantées à g. Abd 1/2.
 19-10 sont montés dans grillage.
 20-10 un a refait cocon.
 21-10 une nymphe nue, (1°) cicatrice à droite.
 22-10 (2°) pas encore ny. 23-10 (2°) = Ny (18 j. ap. D. M.).
 8-11 (pas le 7-11), (1°) = Papillon ♀.
 9-11 (2°) = Papillon ♂ et accouplement se produit.
 11-11 la femelle pond, je fixe le ♂. 12-11 je fixe la ♀ (Planche I, p).

- P₃₀₅ 19-10-37 Un M₄a² 4(II-2)/D-12; le porte-greffe était en montée, donc à jeun, ayant fait d. d. depuis 4 ou 5 h.; les 4 têtes ont été greffées en Th/Abd.
 20-10 a filé cocon; 21-10 cocon ouvert, pas encore nymphe.

- 22-10 23-10 id. ; 25-10 paraît mort, brun.
 27-10 sorti de son cocon remue légèrement, a la teinte brun sale de la plupart de ces chenilles approchant de la nymphose et ne se dépouillant pas.
 2-11 mort, pas nymphe, survie 13 jours (25 j. ap. D. M.).
- P203 18-10-37 Deux $M_1 a^2$ 5(I 2)/D-5, (1^o) opé. à g., (2^o) id., le soir (1^o) mange.
 19-10 (1^o) mange ++. 21-10 (2^o) mort, fripé, (1^o) mange.
 22-10 (1^o) mange ++ ; 23-10 id.
 26-10 (1^o) a mangé 7 jours, ne mange plus. 27-10 mort, conservé.
- P206 18 10-37 Un $M_1 b^2$ 6(I-2)/D-14, greffé deux jours env. après d. d., file encore, déjà dodue, greffons placés à droite au-dessus stigmate Th/Abd.
 19-10 monté contre grillage ; 20-10 monté tête fléchie.
 21-10 = Ny nue (17 j. 1/2). 11-11 vit.
 14-11 = papillon, chétif.
 17-11 matin vit toujours, la veille je lui avais présenté des ♀ : il avait peu réagi. Ce matin il fait vibrer ses ailes et féconde immédiatement une ♀ témoin.
 18-11 cette ♀ a pondu, le ♂ opéré récive, je les sépare et le fixe. Ponte conservée.
- Cas semblable : P205 5(I-2)/D-13 : un papillon ♀ qui fut fécondée par un ♂ témoin.

β. Résultats.

Le graphique (fig. 34) résume les résultats d'une centaine de greffes.

Si nous n'avons pas obtenu de stade larvaire supplémentaire et si la transplantation s'est bornée à retarder ou empêcher la réalisation de la mue nymphale, notre expérimentation méthodique, tenant compte à la fois de l'âge du donneur de greffon et de l'âge du porte-greffe, permet cependant des conclusions intéressantes.

Les cas de métamorphoses se répartissent à la périphérie du tableau, exactement aux régions correspondant à des donneurs de greffons âgés et à celles correspondant aux récepteurs âgés.

Examinons les choses de plus près.

1^o Importance de l'âge du greffon.

Lorsque le greffon a, au moment du prélèvement, atteint le 5^e jour après sa III^e mue, il est inactif. Nous rappelons que l'ablation des C. A. pratiquée après cette époque n'a pas donné de nymphe prématurée : une certaine proportion des allatacorporectomisés

muaiant ; on aurait pu en déduire qu'alors les C. A. sécrétaient un facteur pour la mue : de tels C. A. greffés paraissent au contraire parfaitement inactifs, les opérés qui les reçoivent continuent leur dernier âge s'ils se sont alimentés suffisamment avant, ou s'ils s'alimentent assez après l'opération ; leur mue nymphale n'en est pas hâtée.



Fig. 34. — Greffes de corpora allata (Résultats).

Carrés ponctués : porte-greffes s'étant nymphosés ; carrés encadrés de noir : porte-greffes étant devenus imagos ; + = sujet s'étant réalimenté après l'opération.

Les partisans d'une action directe des C. A. sur la mue diront que la cessation du facteur inhibiteur démasque à la fin de chaque stade un facteur de mue formé avant lui ou contemporainement.

2° Age limite de sensibilité du porte-greffe.

Lorsque l'opéré récepteur a, au moment de la greffe, accompli la dernière défécation depuis 24 heures environ, il n'est plus sensible à l'action inhibitrice du greffon introduit. Les fiches précédentes montrent que, lorsqu'ils ont atteint cet état, les vers peuvent recevoir l'implantation de plusieurs paires de C. A. (jusqu'à 6) sans être le moins du monde troublés : leur mue nymphale et, plus tard, leur mue imaginale sont inéluctables.

Cet *âge spécial*, nous l'avons déjà noté pour les ligatures, et il est intéressant de le retrouver ici. Et pour lui, le terme d'âge critique paraît justifié.

3° *Le greffon agit sur les phénomènes postérieurs à la dernière défécation.*

Les opérés qui n'avaient pas accompli la dernière défécation depuis quelques heures lorsqu'on leur a implanté des C. A. ne se sont pas métamorphosés.

Cependant, la greffe n'a pas toujours empêché cette dernière défécation. Celle-ci s'est produite, soit chez les sujets qui avaient accompli, avant l'opération, la période d'alimentation indispensable et n'ont pris par la suite que peu ou pas de nourriture (cas P₄₀₁), soit chez des sujets, opérés plus précocement, mais qui se sont réalimentés abondamment (8 à 12, exceptionnellement 21 jours) après l'opération et, de ce fait, ont dépassé la période d'alimentation indispensable (Cas P₄₀₃, P₄₂₀, etc...).

Or le cas de ces sujets est très curieux :

Après avoir cessé de manger et libéré leur intestin, vont-ils, comme on s'y attend, filer, devenir translucides, fléchir leur tête et se nymphoser? Non! Ils vont mourir dans les jours qui suivent, sans changer d'aspect.

Ils ne peuvent plus poursuivre leur développement vers la métamorphose et l'état de leur tube digestif ne leur permet plus de reprendre l'alimentation pour, physiologiquement parlant, rebrousser chemin. La présence du greffon n'empêche pas l'évacuation intestinale, mais probablement les phénomènes intimes qui suivent cette évacuation, et que l'étude des ligatures nous a déjà permis de soupçonner. Ces bêtes, belles et actives la veille, et qu'on retrouve parfois mortes le lendemain sans aucun signe de maladie, se trouveraient dans une véritable impasse physiologique.

4° *La durée d'action des C. A. implantés*

paraît plus longue qu'elle ne l'aurait été dans le donneur : des opérés sont morts, ou ont été fixés, alors qu'ils avaient atteint, en s'alimentant, l'âge de la nymphose, 10 à 25 jours après la greffe de C. A. dont l'action devait, 2 à 7 jours après, normalement s'éteindre dans le premier hôte, dans le donneur.

Loin de dégénérer, ils doivent donc continuer à agir, à sécréter,

dans leur nouvelle ambiance, comme l'a montré PFLUGFELDER (1937), d'après l'examen de coupes histologiques. Ils agissent dans le nouvel organisme, malgré la présence des C. A. de celui-ci, qui, par conséquent, semblent bien être devenus neutres.

Il en résulte un allongement parfois considérable de la vie des porte-greffe qui meurent à l'état larvaire, tandis que les seuls porte-greffe qui se métamorphosent (voir 1° et 2°), se nymphosent sans retard. Cette prolongation de la vie larvaire ne s'accompagne pas de l'apparition d'une mue supplémentaire, au sens strict de ce mot, comme l'a observé WIGGLESWORTH (1936) chez *Rhodnius*.

Nous avons, il est vrai, employé des porte-greffe quinquemuants après leur V^e et dernière mue, c'est-à-dire après le nombre maximum de mues observé chez *B. mori*. Est-ce la cause de la différence entre nos résultats et ceux de WIGGLESWORTH? nous en doutons, en attendant de nouvelles expériences. WIGGLESWORTH affirme que les *R. prolixus* de ses élevages ont toujours présenté le même nombre de mues et il est évident que le trouble apporté par la greffe est d'une toute autre nature que celui apporté par des variations dans les conditions d'élevage. Pour l'instant, on doit se contenter de constater cette différence entre les Lépidoptères et les Hémiptères. Quant aux Orthoptères, PFLUGFELDER nous donne trop peu de précisions sur les greffes sans résultat qu'il a réalisées sur des sujets, préalablement privés de *corpora allata*, pour que nous puissions tenter une comparaison.

5° Métamorphose partiellement entravée.

On a pu noter, à la lecture des fiches P₄₀₄ et P₄₀₅, que les exuvies larvaires des nymphes obtenues étaient épaisses, charnues; les nymphes ayant d'autres malformations, nous avons une raison de plus de penser que ce type d'exuvie est le stigmate d'une métamorphose entravée, anormale, au moins localement, au niveau du tégument.

Les porte-greffe avaient, dans les deux cas, libéré leur tube digestif, donc n'offraient guère de prise à l'action inhibitrice du greffon.

Dans des cas analogues, les nymphes avaient été normales; il faut donc chercher dans le greffon, plutôt que dans le porte-greffe, la cause de ces anomalies: or les greffons, dans les deux cas, avaient été prélevés au début du 4^e stade. Une interprétation logique est qu'ils avaient une grande activité dès leur transplantation, car

le développement du porte-greffe était trop avancé pour souffrir d'un greffon dont l'efficacité n'aurait pas été immédiate. Si cette interprétation est justifiée, les C. A., au moins chez le Ver à soie, présenteraient une activité inhibitrice très précoce dans chaque stade, contrairement à ce que pense WIGGLESWORTH pour *Rhodnius*.

Doit-on rapprocher cette exuvie charnue, du tégument extraordinairement épais (mais sans qu'une mue se produise), des *Dixippus* privés précocement de *corpora allata* par PFLUGFELDER ? Etant donné que ces exuvies s'observent après des opérations variées : ligatures, sections nerveuses, etc... nous pensons qu'elles représentent une dystrophie tégumentaire, d'étiologie variable, et non sous l'influence directe d'un organe particulier.

6° Influence de la précocité du stade donneur.

Les expériences P₃₀₄ et P₃₀₆ montrent que, lorsque le porte-greffe a libéré son tube digestif depuis 24 heures, le greffon ne peut l'empêcher de subir une métamorphose normale, dans les délais normaux. Pourtant, dans ces cas, le greffon était multiple, respectivement 5 et 6 paires de C. A. prélevés au début de stades précoces (3^e et 2^e), lesquels, par conséquent, ne paraissent pas plus efficaces que les C. A. du 4^e.

7° Adultes obtenus.

Quand la métamorphose peut se produire, les adultes obtenus sont doués d'activité génitale et paraissent normaux (Planche I, p). Les ♀ opérées ont été fécondées soit par des ♂ porteurs de greffes soit par des ♂ normaux. Leurs œufs, qui avaient viré au violet peu après la ponte, ont été mis à incuber au printemps 1938. Les éclosions, irrégulières, se sont échelonnées sur une longue période (au lieu de 2 ou 3 jours) et, en moyenne, la moitié seulement des œufs ont donné des larves. Celles-ci se sont développées normalement.

L'état histologique de la glande génitale de sujets chez lesquels la métamorphose fut au contraire inhibée, sera décrit en même temps que l'étude microscopique des divers organes des animaux d'expériences.

C. — Conclusion.

La greffe des *corpora allata* prélevés dans de jeunes vers à soie, à des vers à soie ayant passé la dernière mue, a le résultat inverse de l'ablation de ces organes chez les jeunes, c'est-à-dire empêche généralement la nymphose normale au lieu d'en provoquer une, prématurément.

Ce fait est une confirmation de l'action inhibitrice par voie humorale des *corpora allata* chez la jeune chenille.

Les conditions très particulières d'âge du greffon et du porte-greffe permettant la métamorphose du porte-greffe, confirment, d'autre part, d'autres conclusions ou hypothèses formulées dans les précédents chapitres :

La cessation du pouvoir inhibiteur des *corpora allata* peu avant la dernière mue larvaire (celle précédant la mue nymphale) ;

l'existence, dans les 24 heures qui suivent l'évacuation intestinale finale, de phénomènes indispensables, sinon déterminants, à l'égard de la nymphose, phénomènes sur lesquels paraissent agir les *corpora allata* greffés.

CHAPITRE X

CONTRIBUTION APPORTÉE PAR LA CHIRURGIE A LA SOLUTION DU PROBLÈME DES LIGATURES

1. LES RÉSULTATS DES ÉTUDES CHIRURGICALES PRÉCÉDENTES PEUVENT-ILS EXPLIQUER LA FORMATION DE DEMI-NYMPHES ?
2. LES PHÉNOMÈNES QUI SE DÉROULENT PEU DE TEMPS APRÈS LA DERNIÈRE DÉFÉCATION SEMBLER SE LOCALISER AU NIVEAU DE L'INTESTIN MOYEN.

1. — La simple ligature d'une chenille nous a fourni des résultats bien différents suivant les conditions d'époque et de situation. L'interprétation de ces résultats s'est révélée très délicate.

En possession maintenant des résultats d'opérations précises, limitées à tel ou tel organe, nous allons pouvoir, semble-t-il, serrer de plus près, sinon résoudre, quelques questions qui n'ont pu être qu'effleurées aux chapitres correspondants.

Les faits saillants étaient :

Obtention de nymphes acéphales après des ligatures ultérieures au 9^e jour après la dernière mue.

Obtention de 1/2 nymphes (seulement Ny en avt) après ligatures ultérieures au 13^e jour (24 heures après la dernière défécation).

Obtention de nymphes tronquées.

Obtention de nymphes complètes mais en deux parties, antérieure et postérieure, indépendantes après ligature ultérieure au 14^e jour.

Obtention d'imagos acéphales, d'imagos apyges, de demi-imagos, à partir de chenilles ligaturées (on peut obtenir de tels imagos mutilés par des ligatures de nymphes).

Les expériences d'ablation élective, décrites dans les chapitres précédents, n'ont pas apporté de preuves de l'existence du facteur nymphogène céphalique envisagé par la plupart des auteurs.

Permettent-elles d'expliquer les résultats des ligatures ?

L'âge critique relatif à l'obtention des nymphes acéphales est le même que celui de l'écérébration — ce dernier âge critique est

vraisemblablement, nous l'avons vu, sous la dépendance de phénomènes alimentaires et assimilateurs.

L'âge critique nécessaire pour obtenir des demi-nymphes (13 j. pour le Ver à soie) n'a de correspondant ni dans les cas de l'écérébration, de la frontalectomie, des sections de la chaîne nerveuse, ni dans l'ablation des C. A. Mais il se retrouve, à la même époque, pour les greffes de C. A., car si l'ablation des C. A. au dernier âge ne comporte pas d'âge critique, la greffe — à ce même âge — de C. A. jeunes, elle, en comporte un ! L'implantation d'un greffon inhibiteur est inefficace si le porte-greffe a accompli depuis quelque temps sa dernière défécation (12-13^e jour).

Ainsi, un facteur, soit jusqu'alors empêchant, soit à partir de ce moment favorisant, semble intervenir et l'existence de ce facteur déterminant expliquerait les phénomènes expérimentaux obtenus, ce que le facteur antérieur, plus précoce, ne permettrait pas de faire.

Est-ce la persistance du facteur inhibiteur qui règle la dernière défécation ? et, la dernière défécation une fois accomplie, la nymphe est-elle assurée ? Non, puisque nous avons noté que les porteurs de greffe actifs, s'ils s'alimentent, et font leur dernière défécation, meurent ensuite. L'inhibition par greffon en activité patente ne l'empêche donc pas. Est-il vraisemblable que la persistance hypothétique d'un facteur produit au stade précédent ait plus d'efficacité ?

Le facteur inhibiteur allatacorporéal agit sur les phénomènes qui se déroulent dans les 36-48 heures qui suivent la dernière défécation.

Quels sont les phénomènes qui se passent alors ? où se passent-ils ? Nous serrons de près le problème du déterminisme tardif de la nympheose.

2. — *Essais de localisation.* — Nous avons vu, à plusieurs reprises, la nécessité de l'intégrité de la région Th 2-Abd 6. Si on place, passé le 13^e jour, une ligature dans cette région, on a bien une nymphe ou une demi-nymphe mais on n'obtient pas de papillon ou de demi-papillon.

HACHLOW, qui a essayé de déterminer le « centre de métamorphose » chez des nymphes par des ligatures et des sections, arrive à cette conclusion que chez la nymphe ce centre se trouve dans le milieu du thorax. Son idée est qu'il s'agit d'un centre spécial ner-

veux ou glandulaire et il le cherche vainement au voisinage du 3^e ganglion thoracique.

Quant à nous, nous avons cherché, non un centre plus ou moins problématique, mais si des phénomènes spéciaux ne se passeraient pas dans les organes de la région Th 2-Abd 6.

En dehors du système nerveux, écarté vu les résultats chirurgicaux de KOPEC et les nôtres, un organe dont les limites correspondent à peu près à Th 2-Abd 6 est, chez le Ver à soie, l'*intestin moyen*.

Les résultats de HACHLOW renforcent notre conviction : la région qui doit être respectée chez la nymphe est beaucoup plus courte : Th 2-Abd 1 ; or on sait le raccourcissement considérable que ne cesse de subir cet intestin moyen depuis la prénymphose jusqu'à la mue imaginale. Nous avons envisagé des expériences chirurgicales, quelques-unes, à la vérité, très audacieuses. Les quelques essais réussis permettent les constatations suivantes :

La ligature de l'*intestin* seul, au niveau de Th 3-Abd 2, pratiquée au cours d'une laparotomie sous-anesthésie, arrête le transit intestinal même en arrière de la ligature. Si la ligature est posée avant la dernière défécation (12-13^e jour) : mort rapide en 2 ou 3 jours (occlusion). Si la ligature est posée peu après la dernière défécation : mort moins rapide, en 4-5 jours, sans nymphose.

La perte sanguine, le choc opératoire peuvent expliquer que les ligatures de l'intestin causent une mort plus rapide que les ligatures de tout le corps.

Si la ligature est posée plus de 24 heures après la dernière défécation la nymphose peut se produire ; dans un cas elle n'est allée que jusqu'à la flexion céphalique et la translucidité du thorax gonflé, alors que le reste du corps gardait l'aspect fripé d'un ver qui ne subira pas la nymphose. Dans un autre cas, où le sujet était plus avancé, la nymphose s'est produite.

Ainsi, la ligature de l'intestin aurait les mêmes conséquences que celle de tout le corps, conséquences aggravées par le choc dû à l'opération qui est assez meurtrière, comme toutes les lésions du tube digestif.

En attendant la mise au point d'une technique convenable, les faits que nous venons de rassembler seraient en faveur du déroulement de phénomènes nymphogènes importants au niveau de l'intestin moyen. Tout au moins y aurait-il là un relais indispensable.

CHAPITRE XI

DES HORMONES JOUENT-ELLES UN RÔLE DANS LE DÉTERMINISME DE LA MÉTAMORPHOSE ?

A. — ESSAIS DE DÉMONSTRATION.

- § 1. — *Influence du jeûne* (p. 176).
- § 2. — *Transplantations d'organes-réactifs* (p. 176).
- § 3. — *Influence des Ligatures*.
 - α. FRAENKEL (p. 177) ; β. KÜHN et PIEPHO (p. 178).
- § 4. — *Transfusion de sang*.
 - α. KOLLER ; BUDDENBROCK (p. 179).
 - β. SCHÜRFELD (p. 179).
 - γ. FRAENKEL (p. 179).
- § 5. — *Greffes d'organes supposés actifs* (p. 180).

B. — DISCUSSION.

- α. Critique relative à l'organisation des expériences.
 - 1^o Détermination insuffisante de l'âge des sujets (p. 181).
 - 2^o Prélèvements trop tardifs du sang injecté (p. 182).
 - 3^o Ignorance du degré atteint de métamorphose réelle (p. 182).
- β. Critique relative à l'interprétation (p. 183).

C. — TRIADE CONDITIONNANT LA MÉTAMORPHOSE (p. 184).

Facteurs nymphosants, réceptivité des tissus, facteurs inhibiteurs.
Démonstration expérimentale du rôle créateur des *corpora allata*.

D. — CONCLUSION (p. 185).

Relation entre induction et inhibition dans la métamorphose.

Depuis que KOPEČ a parlé d'une action sécrétoire possible du cerveau dans les métamorphoses des chenilles, maints auteurs ont expérimenté et à peu près tous ont admis l'existence de telles sécrétions.

Les dix dernières années ont vu apparaître les travaux les plus variés : destructions par cautérisation (METALNIKOV), ablations chirurgicales (PFLUGFELDER, WEED, BOUNHIOL), greffes et transplantations (BODENSTEIN), ingestions et injections d'hormones de Vertébrés (KOPEČ), transfusions d'hémolymphe (BUDDENBROCK, FRAENKEL, PLAGGE), ligatures (HACHLOW, R. SACCHI), parabioses

(WIGGLESWORTH), sans compter l'apport important fourni dans ce domaine par les études histologiques et cytologiques (PFLUGFELDER, DE LERMA).

De cet ensemble de recherches, variées à un tel point qu'il approche du désordre, et trop souvent abandonnées faute de persévérance, après quelques résultats, peut-on tirer une conclusion ?

DE LERMA (1937) a fait paraître une intéressante mise au point sur le système endocrinien des Insectes, tout au moins sur la partie qu'il a personnellement étudiée (*corpora allata* et corps pharyngiens). KOLLER consacre aux insectes de nombreuses pages de son ouvrage « Hormone bei wirbellosen Tieren » (1938).

Le but du présent chapitre n'est pas de faire double emploi avec de tels ouvrages : nous voulons simplement étudier la mesure dans laquelle nos expériences et celles d'autres auteurs prouvent l'intervention d'hormones chez les Insectes dans la métamorphose.

A. — Essais de démonstration.

Dans les chapitres qui ont précédé, nous avons étudié l'importance de divers organes, nous avons évité, avec un soin qui a, peut-être, paru excessif, d'interpréter leur rôle par des sécrétions. Soucieux de ne pas nous laisser influencer par des apparences, nous n'imiterons pas les auteurs qui, après avoir mis expérimentalement en évidence le rôle d'un organe s'empressent de l'imputer à une hormone sécrétée par cet organe ; ou, qui considèrent comme preuve de l'existence d'une hormone, la manifestation de facteurs humoraux *généraux*. Or, les phosphates, l'urée, dont la présence, insuffisante ou exagérée dans le sang des Mammifères, peut provoquer des phénomènes spéciaux, l'ammoniaque qui apparaissait à DELAUNAY comme une véritable sécrétion interne du rein, ne sont pas, pour cela, considérés comme des hormones !

Beaucoup de nos devanciers n'ont pas eu notre prudence.

Examinons les expériences qui ont été considérées comme fournissant des arguments à une théorie hormonale de la métamorphose.

§ 1. — *Influence du jeûne.*

KOPEČ (1924) a tiré des conclusions exagérées d'expériences de jeûne définitif et de jeûne intermittent chez *L. dispar*. L'inanition temporaire précoce, selon lui, d'une part retarderait l'apparition de l'histolyse, d'où vie larvaire plus longue, d'autre part affaiblirait le freinage des disques imaginaires, de sorte que ceux-ci seraient plus développés à la mue nymphale que normalement et pourraient construire plus vite le papillon. Si la conception, plus intuitive qu'expérimentale, d'une inhibition des disques imaginaires par le cerveau est très intéressante, KOPEČ se faisait des phénomènes de la métamorphose une idée qui n'était déjà plus admise en 1912 : les disques imaginaires sont loin de faire tout l'imaginaire ; beaucoup d'organes larvaires subsistent sans grand changement, tandis que d'autres sont soumis à un remaniement dans lesquels interviennent à la fois histolyse et histogénèse (PEREZ, 1902, 1910).

Bref, le jeûne peut troubler la réalisation de l'état physiologique rendant la métamorphose possible, sinon inévitable, mais les expériences réalisées à ce jour ne prouvent en rien l'apparition ou l'action d'une hormone déterminant la nymphose à partir d'un moment donné.

§ 2. — *Transplantations d'organes-réactifs.*

Divers auteurs ont essayé de provoquer prématurément la métamorphose d'organes isolés en les transplantant d'un sujet dans un autre plus près de la nymphose : les gonades transplantées par KOPEČ (1922), les pattes transplantées par BODENSTEIN, ne furent pas influencées par leur nouveau milieu humoral. Réciproquement, les organes de chenilles âgées, implantés à des jeunes, ont pu continuer à se développer à la cadence primitive et se métamorphoser avant leur nouvel hôte (KOPEČ) ou bien être retardées, et suivre le destin des organes de ce nouvel hôte (BODENSTEIN).

En somme, ces travaux ne démontrent pas l'existence de facteurs humoraux susceptibles d'entraîner la nymphose des tissus transplantés ; en revanche, ils confirment seulement l'existence d'un état spécial de maturité physiologique qui, une fois réalisé, permet

à des organes de se métamorphoser d'une façon autonome dans un nouvel hôte d'âge différent. Cet état paraît coïncider avec ce que nous avons appelé époque déterminante de la métamorphose, ou époque critique d'obtention des demi-nymphes.

De ce point de vue, les deux greffes réussies de disques imaginaires d'ailes sont intéressantes. KOPEC ignorait l'action, inhibitrice jusqu'à la dernière mue, des *corpora allata*. Peut-être ses autres greffes ont-elles eu un résultat différent parce que les porte-grefte, étant moins près de subir la D. M., le facteur inhibiteur empêcha la métamorphose du greffon. D'autre part, les deux cas de nymphose, discordante par rapport à celle de leur nouvel hôte, des disques âgés, sont peut-être dus au prélèvement des greffons à une époque tardive (correspondant au 13^e-14^e jour après la D. M. chez *B. mori*) où la métamorphose est déterminée dans toutes les parties du corps et quasi-inéluctable. On regrette que KOPEC n'ait pas donné le protocole exact de ses expériences, même négatives ; on aurait pu aujourd'hui, les interpréter à la lumière des connaissances actuelles.

En tout cas, rien ne permettait à KOPEC de conclure à l'action d'une sécrétion cérébrale.

§ 3. — *Ligatures.*

Les expériences de ligatures sont considérées par beaucoup d'auteurs comme fournissant la preuve objective de l'action d'une hormone céphalique déclenchant progressivement la métamorphose d'avant en arrière ; c'est ainsi qu'est interprétée l'évolution de certaines chenilles ligaturées dont, seule, la partie antérieure à la ligature se nymphose, tandis que la partie postérieure persiste à l'état de larve (demi-nymphé).

Ceux qui ont exécuté les expériences les moins nombreuses (KOPEC, BODENSTEIN) ne sont pas les moins catégoriques.

Examinons les arguments de FRAENKEL, de KÜHN et PIEPHO.

Nous avons indiqué (chapitre IV) les résultats obtenus par FRAENKEL : existence d'un âge critique 16 heures avant le brunissement de la cuticule qui est le premier signe de la métamorphose des larves de *Calliphora erythrocephala*. Dans le paragraphe relatif à

« Preuves de l'action d'une hormone de pupaison » FRAENKEL exprime l'avis qu'il n'y a *que* deux façons d'expliquer les demi-nymphes : un stimulus nerveux transmis à la peau par le système nerveux ou une hormone spéciale transportée par le sang. Pour résoudre la question F. ligature des larves « mûres », les unes temporairement (1 heure), les autres définitivement. Seules les premières, dont il estime le système nerveux rompu, se nymphosèrent totalement et l'auteur conclut que la métamorphose est le fait d'une hormone qui a pu se répandre d'avant en arrière après l'enlèvement de la ligature.

Nous discuterons un peu plus loin les expériences de transfusion sanguine réalisée par le même auteur.

Les travaux de KÜHN et PIEPHO (1936-1938) que nous avons déjà résumés ont un plus grand intérêt : relativement à la métamorphose ils ont constaté, chez *Ephestia kühniella*, qu'au moment d'une période critique (repérée sur les étapes de la migration des pigments ocellaires), les mitoses commencent dans l'hypoderme et qu'elles sont d'abord plus fréquentes dans la partie antérieure, pour augmenter ensuite de nombre progressivement vers l'arrière. Par ligature avant cette période critique les mitoses et toutes les transformations ultérieures peuvent être différées dans les parties postérieures à la ligature.

Si la ligature a lieu au début de la période critique, les mitoses peuvent apparaître mais sans être suivies d'autres processus de nymphose. On peut obtenir, dans la partie postérieure, des nymphoses localisées à des parties du tégument ; il y aurait donc des territoires plus sensibles que d'autres à l'action nymphogène.

Chez certains ligaturés, des mitoses se produisent en arrière de la ligature (à cause d'une concentration légère du principe mitogénétique pensent les auteurs) mais les autres phénomènes sont arrêtés. En pratiquant des ligatures étagées K. et P. ont obtenu un plus grand nombre de demi-nymphes pour des ligatures antérieures que pour des ligatures postérieures. S'ils avaient expérimenté jusqu'aux segments les plus postérieurs ils auraient probablement, comme nous-mêmes, constaté pour ces ligatures sub-terminales une tendance à l'augmentation de la proportion des nymphes totales.

Pour KÜHN et PIEPHO, l'onde mitogénétique est le résultat d'une action hormonale d'origine céphalique.

C'est une hypothèse.

§ 4. — *Transfusions sanguines.*

α. Les expériences de KOLLER (1929) entreprises à l'instigation de BUDDENBROCK sont souvent présentées longuement comme une étude des influences hormonales dans la métamorphose. En fait, ce travail est seulement l'étude du rôle accélérateur des injections du sang de prénymphe sur la descente en terre ou le changement de couleur des larves de Sphingides. Encore cette accélération n'a-t-elle pas été confirmée par des expériences ultérieures !

β. SCHÜRFELD (1935), sur des espèces voisines, a refait des expériences analogues, mais en notant exactement le moment des dernières mues et des mues nymphales. Il conclut : « le résultat total de 5 séries (609 animaux) ne laisse apparaître aucune accélération de développement chez les animaux injectés de sang nymphal. Il n'existe pas d'action appréciable d'une soi-disant hormone de nymphose, action qui se manifesterait par une diminution du temps séparant la dernière mue de la mue nymphale ». D'autre part, la constatation d'une accélération légère, chez des sujets, sous l'influence de piqûres *non suivies d'injections*, montre combien les expérimentateurs doivent craindre les causes d'erreurs !

FRAENKEL (1935) a complété par des transfusions ses expériences de ligatures.

a) Des parties postérieures qui auraient apparemment pupé 16 heures environ après furent injectées avec du « sang de pupaison », c'est-à-dire du « sang de larves plus âgées dont la peau commence à changer d'aspect et devant puper dans les deux heures ».

24 heures après l'injection, celles qui n'avaient pas encore pupé, et qui, dès lors, ne l'auraient jamais fait, furent réinjectées : 41 0/0 pupèrent dans les 12 heures après la deuxième injection.

b) Les parties postérieures, larvaires, de demi-pupes furent injectées avec du sang de pupaison ; un certain nombre de ces parties postérieures pupèrent :

46 0/0 de celles dont la partie antérieure correspondante avait pupé 26 à 28 heures après la ligature ;

7 0/0 seulement de celles dont les parties antérieures correspondantes avaient pupé plus de 36 heures après la ligature.

FRAENKEL voit dans ces résultats : 1° la preuve de l'existence d'un principe inducteur de la métamorphose dont la durée d'action ne

dépasse pas 24 heures, mais, 2° dont l'efficacité est conditionnée par une aptitude tissulaire à la nymphose, aptitude qui n'est réalisée que tardivement chez le sujet récepteur.

PLAGGE a repris les expériences de BUDDENBROCK sur les Sphingides en s'efforçant à plus de précision. Pensant que le cerveau a une action décisive sur la nymphose, les chenilles destinées à recevoir des transfusions de sang furent non pas ligaturées, mais écerébrées juste avant la période critique (n'ayant pas trouvé de technique pour empêcher une hémorragie secondaire par la plaie d'écerébration, il a pratiqué l'écerébration après l'injection et, semble-t-il à le lire, sous une 2° anesthésie).

Aucune chenille réceptrice écerébrée ne devint nymphe par l'injection du sang prélevé à des chenilles pas encore arrivées à la période critique (début de la descente en terre).

L'injection du sang d'une chenille ayant passé la période critique provoque la nymphose de 14 0/0 des écerébrés.

PLAGGE a essayé d'amener à se nymphoser la partie postérieure d'une chenille, ligaturée cette fois, en lui injectant de l'hémolymphé supposée active. Mais les résultats furent négatifs et s'opposent à ceux de FRAENKEL.

§ 5. — *Greffes d'organes supposés actifs.*

Il nous reste à envisager une méthode de grande valeur : celle qui consiste à greffer un organe soupçonné de fournir une sécrétion.

Quand des sécrétions d'hormone interviennent, on sait qu'il est nécessaire, pour constater l'efficacité de cette hormone, d'en introduire, dans l'organisme-réactif, des quantités répétées, parce qu'elle disparaît rapidement.

C'est pourquoi, quand l'organe supposé sécréteur peut se greffer dans son nouvel hôte, la greffe de l'organe est préférable, pour entretenir un apport, probablement moins massif, mais continu, de l'hormone nécessaire. On peut donc espérer de cette méthode des résultats démonstratifs.

Préconisée par KOPEC pour démontrer l'action du cerveau, elle a été réalisée récemment, nous l'avons vu, par KÜHN et PIEPHO, CASPARI et PLAGGE.

PLAGGE pratique l'implantation d'un cerveau intact, prélevé à un

sujet, pendant ou même avant la période critique, dans le crâne ou l'abdomen, d'une chenille, elle-même écérebrée avant cette période critique. Jusqu'à 22 o/o des greffés se nymphosent ; l'incitation à la nymphose, par l'implantation du cerveau, ne réussit que si on prend des animaux récepteurs directement placés avant la période critique ; par ce moyen, on ne peut se faire métamorphoser une chenille précocement écérebrée, 4 jours par exemple, après la dernière mue.

La valeur des résultats positifs obtenus est, du reste, diminuée par le fait qu'aucune greffe d'autres organes, muscles, autres ganglions, etc., n'est signalée à titre de contrôle. En admettant que se vérifient et puissent se généraliser les résultats de greffes cérébrales effectuées par CASPARI et PLAGGE, KÜHN et PIEPHO, l'échec de ces greffes chez des ligaturés post-céphaliques, alors qu'elle réussit parfois chez des écérebrés — ligatures ou écérebrations ayant été exécutées à un âge tel qu'on suppose la nymphose ne pouvoir se produire, — montre que le cerveau n'est pas l'unique organe déterminant la métamorphose.

B. — Discussion.

Notre critique porte : α) d'abord sur l'organisation des expériences ; β) ensuite sur leur interprétation finale.

α) Relativement aux expériences, on peut faire des critiques sévères :

1° l'âge des sujets n'est pas déterminé avec assez de sécurité. PLAGGE, seul, situe le début de la période critique par rapport à la dernière mue (7 à 8 j. ap. D. M.), mais constate de grandes variations dans le temps qui sépare la période critique de la nymphose chez les témoins, ce qui montre que le critère choisi (descente en terre, cessation de l'alimentation) n'est pas en relation suffisamment étroite avec l'état réel du développement. Du reste, 3 o/o de ses témoins écérebrés se nymphosent.

Quant à FRAENKEL, sa façon de déterminer, après coup, l'âge de ses opérés est tout à fait irrationnelle ; nous l'avons fait remarquer au chapitre des ligatures, et nous estimons nécessaire de le rappeler, étant donnée l'importance des conclusions tirées par cet auteur. Définir l'âge lors de la ligature, d'après le temps mis par la larve

pour se nymphosier, est tout à fait aléatoire. On lit dans le travail de FRAENKEL que des larves se sont nymphosées 3 et 4 jours après ligatures : faut-il en déduire que ces sujets avaient été opérés avant d'avoir atteint l'état de larve mûre?

L'importance des résultats peut être réduite par ce manque de précision comme elle peut être dangereusement exagérée.

2° Dans toutes les expériences de transfusions précitées, le sang supposé actif, est du sang d'un animal arrivé à un stade très avancé. Le sang qui a donné des résultats positifs à PLAGGE est celui prélevé après la période critique (4 à 6 jours avant la mue nymphale). BUDDENBROCK et KOLLER utilisent du sang de prénympe, FRAENKEL celui de larves à 2 heures de la pupaison et dont la peau commence à changer d'aspect.

Dans ces conditions, qu'injecte-t-on en transfusant du sang d'un sujet qui commence sa nymphose? Un élément excitateur à distance et à faible dose ou des matériaux tout préparés, la *cause*, ou le *résultat*? Les injections fournissent des matériaux, non seulement chimiques, mais encore cellulaires, car aucun auteur n'a parlé de filtrer ou de centrifuger l'hémolymphe à injecter, précaution que nous avons jugée indispensable dès nos premiers essais. Veut-on avoir une idée de l'importance des éléments cellulaires greffés en transfusant du sang de prénympe? Le travail de PATAY (1937) apporte fort opportunément des mesures qui, si elles se vérifient chez d'autres Insectes, Lépidoptères en particulier, permettront une orientation nouvelle des recherches : chez la larve de *Leptinotarsa decemlineata*, le nombre des éléments figurés du sang (leucocytes, myoblastes, etc.) passe pour un même volume de sang de 3.000 le 8^e jour, à 70.000 entre le 14^e et le 16^e jour, au moment où la larve cesse de manger pour s'enfoncer dans le sol. A ce moment, on constate une diminution des myoblastes (surtout) qui s'organisent.

La circulation des myoblastes et d'autres éléments cellulaires ou chimiques est-elle l'un de ces phénomènes que nous avons envisagés dans la discussion des ligatures de larves et de nymphes? N'est-ce pas leur présence, et leur fixation en certains points, qui donne un coup de fouet au développement des disques imaginaires? Voilà des points que devront préciser de futures expériences.

3° Il n'est jamais question dans tous les travaux précédents de *métamorphoses achevées*, poursuivies jusqu'à l'imago inclus. Des auteurs se contentent de voir apparaître la mue nymphale sans

nous indiquer la destinée des nymphes obtenues. KOLLER notait simplement la descente en terre ou un changement de couleur!! FRAENKEL considère explicitement comme pupaison le « brunissement de la cuticule et son durcissement ». Ces phénomènes seraient inéluctablement liés entre eux et aux autres phénomènes de la nymphose chez les témoins, mais le sont-ils toujours chez les opérés?

Les photographies qu'il nous fournit montrent que certaines parties postérieures de ligaturés, à son avis devenues nymphes, ont un aspect nettement différent de la partie antérieure qui paraît beaucoup plus normale.

Considérer comme métamorphose des modifications superficielles, sans contrôle des transformations internes, est peut-être commode, mais cela n'entraîne pas la conviction.

β. Critique des interprétations.

Avant toute expérience, il semble logique de concevoir en 3 étapes la démonstration de l'existence d'une hormone de métamorphose.

1° Parmi les facteurs intervenant dans la métamorphose existe-t-il des facteurs humoraux?

2° Ces facteurs et leur mode d'action sont-ils d'ordre hormonal?

3° Quels arguments expérimentaux permettent d'assigner, à tel ou tel organe, la sécrétion ou l'activation de ces hormones?

On a pu constater que la plupart des auteurs ont, d'emblée, cru pouvoir atteindre les deux derniers points alors, qu'en fait, une discussion serrée nous a permis de voir que beaucoup de leurs expériences ne prouvent même pas l'action de facteurs humoraux.

Celles de PLAGGE, les plus démonstratives à notre avis, sont une indication que le sang contient des facteurs susceptibles de favoriser la métamorphose compromise par l'écérébration, mais ces facteurs peuvent être soit des produits chimiques, soit des cellules, bref, ne sont pas sûrement des hormones.

Concluant à l'existence d'hormones, FRAENKEL est encore plus imprudent! Le sang qu'il injecte fait brunir le tégument (peut-être parce qu'il est plus oxydant, ou plus acide, etc...); voilà la seule conclusion permise en attendant qu'il nous montre la mouche obtenue par de telles expériences (on ne trouve même pas de photos de ses ligaturés ayant subi des transfusions).

C. — Triade conditionnant la métamorphose.

Nous n'avons pas voulu passer sous silence des travaux qui sont longuement indiqués dans les ouvrages les plus récents comme apportant des « preuves » d'actions hormonales dans la métamorphose, mais on voit combien sont fragiles les arguments proposés, combien est réduit l'actif d'un bilan que nous aurions désiré plus bref.

Il n'est pas cependant absolument négligeable.

En réalité, toutes les expériences ont permis de vérifier une hypothèse très soutenable à *priori* : La métamorphose serait conditionnée par des facteurs d'ordre très différent :

La nymphose est inéluctable quand est réalisé un état humoral, physiologique particulier, fonction

1° des possibles facteurs nymphogènes ;

2° de la réceptivité des tissus. Cette réceptivité, dont on sous-estime l'importance, même dans l'endocrinologie humaine, est un facteur propre à chaque sujet, non transmissible par une transfusion ou une greffe ; à *priori*, beaucoup d'expériences peuvent être, de ce fait, vouées à un échec certain.

Nous avons personnellement montré que cet état physiologique, nécessaire et suffisant, serait réalisé chez le Ver à soie 48 heures après la libération de l'intestin, repère qui a l'avantage de pouvoir être déterminé chez de nombreuses espèces, à quelques minutes près. Avant la réalisation de cet état, des phénomènes préparatoires sont nécessaires, mais non suffisants (alimentation convenable, assimilation assez avancée, intestin libre et intestin moyen non serré par une ligature), sur lesquels nous avons attiré l'attention.

3° L'idée que l'apparition de cet état physiologique de nymphosabilité est conditionnée, plus ou moins, par un *facteur antagoniste*, avait été déjà exprimée par KOPEC, nous l'avons vu, pour expliquer l'échec des expériences tentées pour hâter l'arrivée de la métamorphose.

Cette hypothèse vient de recevoir une confirmation, chez des Insectes différents, par des expériences probantes.

On peut dire que c'est dans le domaine de l'inhibition des caractères adultes que l'on a mis en évidence les seuls faits démonstratifs relatifs à une action du type endocrinien chez les Insectes.

KOPEC avait attribué aussi au cerveau la sécrétion d'une hormone inhibitrice. WIGGLESWORTH (1934) est le premier qui soit arrivé à la conception d'un facteur inhibiteur, en partant de faits expérimentaux. Il est même assez curieux de constater que c'est surtout en essayant de mettre en évidence une hormone de mue, dont l'existence reste très incertaine, qu'il a découvert l'hormone inhibitrice. Son hypothèse — sécrétion par les *corpora allata* de ce facteur inhibiteur — s'est trouvée prouvée d'une part par des expériences d'ablation élective de cet organe réalisées récemment par PFLUGFELDER (1937) et BOUNHIOL (1936 et 1937), d'autre part par les greffes de WIGGLESWORTH (1936) et les nôtres (chapitre IX).

Nous avons longuement décrit et discuté toutes ces expériences ; les ablations pratiquées chez les jeunes larves provoquent leur métamorphose prématurée, et cette métamorphose peut aller *jusqu'à l'ïmago vivant* ; la greffe de jeunes C. A., chez des larves âgées, retarde, et le plus souvent empêche, leur métamorphose. WIGGLESWORTH, comme nous, a greffé d'autres organes sans obtenir de résultats comparables.

Si l'on ajoute que depuis longtemps, les C. A. étaient considérés comme des organes sécréteurs, mais que les histologistes ne savaient quel rôle leur attribuer, on voit qu'on possède aujourd'hui, à l'égard de ces organes, un ensemble de connaissances concordantes permettant de les considérer comme des glandes à sécrétion interne inhibant la métamorphose des insectes.

Faut-il parler d'hormones ? Nous savons encore trop peu de chose de leur composition chimique, de leur mode de formation, de leur mode d'action, pour pouvoir les assimiler à des hormones de Vertébrés pour lesquelles le terme d'hormones a été créé.

D. — Conclusion.

On s'en doute, le problème de l'inhibition de la métamorphose n'est pas lui-même complètement résolu, car il est lié à celui de l'induction et à celui de la réceptivité tissulaire dont il est distinct, ainsi que nos expériences (chapitre VIII-C, § 3) ont permis de le constater. Au cours des premiers stades, l'ablation des C. A. supprimant l'inhibition permet la métamorphose, mais pas du jour au lendemain : un délai variable est nécessaire pour que la réceptivité

soit réalisée et pour que le facteur nymphogène soit produit ou devienne actif, phénomènes profonds qui provoquent ou permettent l'apparition du *complexe physiologique précédant la métamorphose normale à terme* : cessation de l'alimentation, activité locomotrice accrue, filage de la « bourre », libération de l'intestin, formation du corps jaune intestinal, réduction de la longueur du corps et du système nerveux, flexion céphalique, etc.

N'est-il pas paradoxal de pouvoir provoquer prématurément, avant la dernière mue, l'apparition de ce cortège de symptômes, et de ne pouvoir, par aucun traitement (greffe, ablation, injection), après cette dernière mue, le rendre plus précoce d'un ou de deux jours, alors qu'on a expérimentalement prouvé que les C. A. n'ont plus, passée cette mue, d'action inhibitrice ? Tout au plus peut-on rétablir, et encore rarement et tardivement, une métamorphose compromise ou différée artificiellement. Cela réduit l'intérêt de toutes les hypothèses de sécrétion nymphogène.

Expérimentateurs, nous nous sommes tous heurtés à ce mur infranchissable ; nous l'avons constaté presque tous laconiquement, en fin de mémoire, après nous être complaisamment étendus sur les résultats positifs qui, jusqu'ici, ont surtout permis de circonscrire la difficulté, mais non de la résoudre.

L'intestin moyen, dont la physiologie est encore mal connue, nous fournira-t-il, comme nous l'avons suggéré, une des clés du déterminisme de ce complexe physiologique prénymphal ?

Savoir, sinon la cause initiale de la réceptivité tissulaire et du déclenchement du « complexe », du moins pourquoi ses premiers éléments sont nécessaires, mais non suffisants, bien que probablement liés entre eux et aux éléments plus tardifs, voilà dans quel sens, à notre avis, doivent désormais tendre les efforts pour atteindre une nouvelle étape vers la connaissance du Déterminisme de la Métamorphose normale. Et peut-être pourra-t-on enfin PROUVER l'existence d'une sécrétion, d'une hormone de métamorphose.

En attendant, nous avons aujourd'hui des preuves expérimentales qu'à côté d'un facteur tissulaire et de facteurs nymphogènes possibles, *il existe un facteur inhibiteur de la métamorphose*, que ce facteur est d'ordre *incréttoire* et qu'il est sécrété ou rendu actif par les *Corpora allata*.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Les travaux expérimentaux exposés dans le présent mémoire constituent un ensemble d'expériences variées destinées à se compléter les unes les autres. Leur nombre total approche deux mille, dont environ neuf cents expériences chirurgicales microscopiques précises ayant exigé la mise au point de techniques, presque toutes originales.

Tous nos sujets *B. mori*, *G. mellonella*, *L. dispar* ont été élevés et minutieusement observés par nous-mêmes depuis leur éclosion. Toutes les expériences ont porté exclusivement sur des larves; de nombreux opérés ont pu franchir les étapes successives et atteindre le terme normal de la métamorphose complète.

Nous avons ainsi obtenu, *vivants*, des imagos amputés de plusieurs segments postérieurs, des imagos écébrés, des imagos à chaîne nerveuse interrompue, des imagos sans ganglion frontal, des imagos dépourvus de *corpora allata* depuis le dernier âge, des imagos prématurés privés de C. A. depuis leur jeune âge, des imagos porteurs de greffons (*Corpora allata* jeunes).

*
* *

1. En ce qui concerne la biologie normale des sujets, nous avons pu établir, chez le Ver à soie, la notion de mue intercalaire sur des bases physiologiques et morphologiques et réunir des observations et des documents sur l'existence probable d'un phénomène analogue chez *Galleria* et certaines races de *Lymantria*. La conséquence pratique de cette étude est la prévision du nombre des mues qu'un sujet jeune doit subir normalement pour terminer sa vie larvaire.

Nous donnons des indications pour trier assez précocement les sujets suivant le nombre prévu.

Nous avons pu d'autre part souligner quelques différences dans le comportement de *B. mori* et de *G. mellonella* relativement au filage et à la dernière défécation larvaire.

2. Une étude des conséquences du jeûne absolu nous a permis de constater que les chenilles ont besoin de manger proportionnellement davantage à l'avant-dernier âge qu'au dernier pour effectuer dans le premier cas la dernière mue larvaire, dans le second, la mue nymphale. Les stades larvaires comprennent une période d'alimentation indispensable, une période d'alimentation facultative, une période terminale de jeûne physiologique. Le rapport de la première, à la somme des deux premières (durée l'alimentation normale), varie, au dernier stade, suivant l'espèce considérée (faible pour *G. mellonella*, élevée pour *B. mori*); aux stades plus jeunes, il est semblable pour les espèces étudiées et plus élevé qu'au dernier stade.

3. Un millier de ligatures pratiquées chez *G. mellonella* et surtout sur *B. mori* ont permis d'obtenir, suivant les combinaisons de l'emplacement de la ligature et de l'âge du sujet, et suivant des conditions intrinsèques, toute une série de monstres : nymphes acéphales, demi-nymphes (nymphes en avant, larves persistantes en arrière), nymphes (puis papillons) apyges; l'obtention de ces derniers n'avait pas encore été signalée.

Nous avons précisé les conditions intrinsèques nécessaires dans certains cas (mais non toujours suffisantes) : acquisition préalable et mobilisation possible d'un minimum de réserves alimentaires — possibilité d'une évacuation intestinale normale — absence de constriction dans la région de l'intestin moyen, pour l'obtention d'imagos, au moins chez le Ver à soie.

4. L'interruption de la chaîne nerveuse ventrale, avec ou sans ablation de ganglions, supprime généralement l'alimentation et empêche, de ce fait, la métamorphose, si l'opération est pratiquée en période d'alimentation indispensable.

Les résultats des ligatures ne peuvent s'expliquer par la lésion du système nerveux qu'elles entraînent.

5. Chez les trois espèces étudiées, les écérérations ont les mêmes résultats. Le cerveau est indispensable jusqu'à un certain âge minimum, variable suivant l'espèce, passé lequel la métamorphose peut se produire sans sa présence. Son inutilité plus ou moins précoce, paraît dépendre moins de l'inutilité plus ou moins précoce de l'alimentation que de la rapidité et de la facilité plus ou moins grande du métabolisme digestif.

Les résultats des écérérations n'expliquent qu'une partie de ceux des ligatures (obtention de nymphes et imagos acéphales).

6. La disposition du système nerveux sympathique des Insectes fait ici l'objet d'une mise au point suivie d'un tableau de la synonymie de ses constituants.

Le ganglion frontal, sans supprimer la métamorphose, ne peut pas être enlevé avant un âge minimum (fin de la période d'alimentation indispensable), car les opérés ne s'alimentent pas. Pour le même résultat, le ganglion frontal peut être enlevé un peu plus tôt que le cerveau. Passé cette époque, l'interruption de la voie sympathique cérébro-récurrente n'empêche pas la métamorphose.

7. Nous sommes le premier à avoir réalisé l'ablation élective des *corpora allata* chez des insectes à métamorphoses complètes ; la technique chirurgicale personnelle, que nous avons exposée ici en détail, est la première qui ait été publiée pour extirper ces organes céphaliques.

Une chenille privée, au dernier âge de ses C. A. peut continuer à manger, circuler, filer et se métamorphoser normalement. Les imagos obtenus sont doués d'activité génitale. Le rôle des C. A. dans la mue n'est pas confirmé par nos expériences.

L'ablation des C. A. à de jeunes chenilles (après la III^e et même après la II^e mue) provoque leur métamorphose anticipée complète, nymphe puis imago, et la suppression d'une ou plusieurs mues larvaires. La durée de la vie larvaire est, de ce fait, réduite pour nos opérés les plus précoces à moins de la moitié de la normale.

Nos expériences démontrent clairement le rôle inhibiteur joué, à l'égard de la métamorphose, par les C. A. dans les stades jeunes du Ver à soie.

Nos résultats s'accordent avec ceux obtenus, à peu près en même temps, par d'autres auteurs, chez des insectes à métamorphoses incomplètes ; ils les éclairent même et l'action inhibitrice des C. A., vis-à-vis des caractères adultes, est donc très probablement un phénomène général chez les jeunes Insectes.

8. La greffe des C. A. pris à des jeunes, sur des chenilles âgées (dernière mue passée) empêche généralement la nymphose normale, ce qui confirme la transmission par voie humorale de l'action inhibitrice de ces organes.

L'étude des conditions particulières d'âge du greffon et d'âge du porte-greffe, rendant possible la métamorphose du porte-greffe, permet de confirmer des hypothèses précédemment formulées : cessation du pouvoir inhibiteur des C. A. peu avant la dernière mue

larvaire; existence, dans les 24 heures qui suivent l'évacuation intestinale larvaire finale, de phénomènes indispensables, sinon déterminants, à l'égard de la nymphose et sur lesquels paraissent agir les C. A. greffés.

9. A l'égard de la triade factorielle conditionnant la métamorphose des Insectes : facteurs nymphogènes, réceptivité des tissus, facteurs inhibiteurs, notre travail apporte une contribution à la connaissance des premiers et surtout des derniers, et précise l'état actuel du problème des sécrétions internes pouvant intervenir dans la métamorphose des Insectes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

* Connu seulement d'après des analyses.

- * 1926. — ALEXANDROWICZ. — Possible function of nervous system of heart in *Periplaneta*. *Journ. Compar. Neurol.*, t. XLI, 22 fig.
- 1921. — ANDREWS (Joy E.). — Some experiments with the larva of the bee-moth *Galleria mellonella* L. *Transactions of the Wisconsin Academy of Sc. Arts and Letters*. Vol. XX, 1921, Madison, pp. 255-261
- 1929. — AVEL (M.). — Recherches expérimentales sur les caractères sexuels somatiques des Lombriciens. *Bull. Biol. Fr.-Belg.*, t. LXIII, pp. 149-318, 19 fig., 4 pl.
- BATAILLON (E.). — Nouvelles recherches sur les mécanismes de l'évolution chez *B. mori*. *Rev. bourguignonne de l'Enseignement Sup.*, t. IV, n° 3.
- 1909. — BERLESE (A.). — Gli Insetti. Vol. I, Embriologia e morfologia. Milano, 1004 pp.
- 1935. — BODENSTEIN (D.). — Beintransplantationen an Lepidopterenraupen. III. Zur Analyse der Entwicklungspotenzen der Schmetterlingsbeine. *Arch. f. Entw. Mech.*, t. CXXXIII, pp. 156-192, 24 fig.
- 1936. — BODENSTEIN (D.). — Das Determinationsgeschehen bei Insekten mit Ausschluss der frühembryonalen Determination. *Ergeb. Biol.*, t. XIII, pp. 174-234.
- 1933. — BORCHERT (A.). — Zur Biologie der Grossen Wachsmotte (*G. mellonella*). *Zoologische Jahrb.*, t. LVII, pp. 105-109.
- 1900. — BORDAS (Dr L.). — Contribution à l'étude du système nerveux sympathique intestinal ou stomato-gastrique des Orthoptères. *Bull. Sc. France-Belgique*, t. XXXIII (5^e série, 2^e vol.), pp. 458-482, 2 pl.
- 1936.8. — BOUNHIOL (J.-J.). — Métamorphose après ablation des Corpora allata chez le Ver à soie (*B. mori* L). *C. R. Acad. Sc.*, t. CCIII, p. 388.
- 1936.11. — BOUNHIOL (J.-J.). — Dans quelles limites l'écécération des larves de Lépidoptères est-elle compatible avec leur nymphose? *C. R. Acad. Sc.*, t. CCIII, pp. 1182-1184.
- 1937.1. — BOUNHIOL (J.-J.). — Mue surnuméraire chez le Ver à soie élevé dans des conditions normales. *C. R. Soc. Biol. Paris*, t. CXXIV, pp. 1223-1226.
- 1937.7. — BOUNHIOL (J.-J.). — Métamorphose prématurée après ablation des Corpora allata chez le jeune Ver à soie. *C. R. Acad. Sc.*, t. CCV, p. 175.
- 1937.12. — BOUNHIOL (J.-J.). — La métamorphose des insectes serait inhibée dans leur jeune âge par les Corpora allata. *C. R. Soc. Biol. Paris*, t. CXXVI, pp. 1189-1191.
- 1938.3. — BOUNHIOL (J.-J.). — Rôle possible du ganglion frontal dans la métamorphose de *Bombyx mori* L. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CCVI, pp. 773-774.
- 1938. — BOUNHIOL (J.-J.). — Trois insectes qui ont bien mérité de la science.

- L'élevage en laboratoire de *Bombyx mori*, *Lymantria dispar*, *Galleria mellonella*. *Revue de Zool. Agric. et app.*, Bordeaux, 48 p., 7 fig.
- * 1930. — v. BUDDENBROCK (W.). — Beitrag zur Histologie und Physiologie der Raupenhäutung mit besonderer Berücksichtigung der Versonschen Drüsen. *Z. Morph. u. Okol. Tiere*, t. XVIII.
1931. — v. BUDDENBROCK (W.). — Untersuchungen über die Häutungshormone der Schmetterlingsraupen. *Z. vergl. Physiol.*, t. XIV, pp. 415-428.
1938. — BURTT (E. T.) — On the Corpora allata of Dipterous insects. *Proc. Roy. Soc. London, Series B*, t. CXXIV, pp. 13-23, 6 fig.
1933. — BYTINSKI-SALZ (H.). — Untersuchungen an Lepidopterenhybriden, II. Entwicklungsphysiologische Experimente ü. d. Wirkung der disharmonischen Chromosomen Kombinationen. *Roux Arch. Entw. Mech.*, t. CXXIX, pp. 356-378.
1926. — CAMBOUÉ (Paul). — Prolongation de la vie chez les papillons décapités. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CLXXXIII, p. 372.
- * 1935. — CASPARI (E.) et PLAGGER (E.). — Versuche zur Physiologie der Verpuppung von Schmetterlingsraupen (Vorl. Mitt.). *Naturwiss.*, t. XXIII.
1937. — CATALA (René). — Sur l'influence des agents thermiques sur la nymphose des chenilles de *Chrysiridia madagascariensis*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CCV, 27 décembre.
1881. — CATTIE (J. Th.). — Beiträge zur Kenntnis der chorda supra-spinalis der Lepidopteren und des zentralen, peripherischen und sympathischen Nervensystems der Raupen. *Zeitsch. f. Wiss. Zoologie*, t. XXXV, pp. 304-320.
1921. — CHASE (Ruth W.). — The length of life of the wax moth, *Galleria mellonella* L. in its different stadia. *Trans. Wisc. Acad. Sc. Arts Lett.*, Madison, t. XX, pp. 263-267.
1911. — CONTE (A.) et VANEY (C.). — Production expérimentale de Lépidoptères acéphales. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. XLII, pp. 404-406.
1926. — COUSIN (G.). — Sur le retard de la nymphose, la limite extrême du jeûne et la réalimentation possible des larves de *Calliphora erythrocephala*. *C. R. Soc. Biol. Paris*, t. XCV, p. 601.
1932. — COUSIN (G.). — Etude expérimentale de la diapause des Insectes. *Bull. Biol. de France et de Belgique*, Supplément XV, 341 pp.
1899. — CRAMPTON (H. E.). — An experimental study upon Lepidoptera. *Arch. f. Entw. Mech.*, t. IX, pp. 293-318, 3 pl. photos.
- * 1899. — DE SINETY. — Remarques sur le système nerveux viscéral, le vaisseau dorsal et les organes génitaux des Phasmes. *Ann. Soc. Entomol. France*. Bull. N° 21.
- * 1905. — DEWITZ (J.). — Untersuchungen über die Verwandlung der Insektenlarven II. *Arch. f. Anat. und Physiol.*, Abt. Physiol. Supplément Band V, pp. 389-415.
1931. — DOVER (C.). — Effects of inadequate feeding on insect metamorphosis. *Nature*, London, t. CXXVIII, p. 303.
1929. — ERTOGROUL (T.). — Sur l'origine de la membrane péritrophique chez le Ver à soie. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CLXXXVIII, 3 fig.
1864. — FAIVRE (Ernest). — Expériences sur le rôle du cerveau dans l'ingestion des aliments chez les insectes et sur les fonctions du ganglion frontal. *Mémoires et C. R. Soc. Biol.*, t. V, 3^e série, pp. 101-104.
1934. — FRAENKEL (G.). — Pupation of flies initiated by a hormone. *Nature*, vol. CXXXIII, p. 834.
1935. — FRAENKEL (G.). — A hormone causing pupation in the blow fly (*Cal-*

- liphora erythrocephala*). *Proc. Royal Soc. London, Séries B*, t. CXVIII, pp. 1-12, 1 pl., 1 fig.
- 1926-1927. — GADEAU DE KERVILLE (H.). — Recherches expérimentales sur les conséquences de la décapitation et de la greffe de la tête d'insectes de différents ordres. *Bull. Soc. Amis des Sc. Nat.*, Rouen, 7^e série, 62-63^e années, pp. 207-222.
1932. — v. GIERKE (E.). — Ueber die Häutungen und die Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven der Mehlmotte (*Ephestia kühniella* Z.). *Arch. f. Entw. Mech.*, t. CXXVII, pp. 387-410, 16 fig.
1928. — GIBBSBERG (H.). — Ueber den Morphologischen und Physiologischen Farbwechsel der Stabheuschrecke (*Dixippus morosus*). *Zeit. vgl. Physiol.*, t. VII, pp. 657-695.
1934. — GOLDSCHMIDT (R.). — *Lymantria. Bibliographia genetica*, t. XI, pp. 1-186.
1931. — HACHLOW (V.). — Zur Entwicklungsmechanik der Schmetterlinge. *Arch. f. Entw. Mech.*, t. CXXV, pp. 26-49.
1937. — HADORN (E.). — An accelerating effect of normal « ring-glands » on puparium formation in lethal larvae of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, t. XXIII, pp. 478-484.
1937. — HADORN (E.). — Hormonale Kontrolle der Pupariumbildung bei Fliegen. *Naturwis.*, t. XXV.
1928. — HANSTRÖM (B.). — Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbellosen Tiere. Julius Springer, Berlin. 628 pp.
1936. — HAYDAK (M. H.). — Is wax a necessary constituent of the diet of waxmoth larvae. *Ann. Ent. Soc. Amer. Columbus*, t. XXIX, pp. 581-588.
1904. — HENNIGUY (F.). — Les Insectes. Masson, 804 p.
- * 1899. — HEYMONS (R.). — Ueber bläschenförmige Organe bei den Gespenstheuschrecken. Ein Beitrag zur Kenntnis des Eingeweidenervensystems bei den Insekten. *Sitzb. Akad. Wiss.*, Berlin, p. 563.
1934. — IMMS (A. D.). — A general textbook of Entomology. Methuen, London, 1 vol. 727 pp.
1918. — ITO (H.). — On the glandular nature of the Corpora allata of Lepidoptera. *Bull. imp. Tokyo Seric. College*, t. I, pp. 63-103.
1899. — JANET (Ch.). — Sur les nerfs céphaliques, les corpora allata et le tentorium de la Fourmi (*Myrmica rubra*). *Mém. Soc. Zool. de Fr.*, t. XII.
1903. — KELLOG et BELL. — Variations induced in larval, pupal and imaginal stages of *Bombyx mori* by controlled varying food supply. *Science*, t. XVIII, pp. 741-748.
1931. — KEMPER (H.). — Beitrag zur Biologie der Bettwanze (*Cimex lectularius*). II part : Die Häutung. *Zeitsch. f. Morph. u. Okol.*, t. XXII, pp. 53-109, 9 fig.
1936. — KEY (K. A. L.) and BERRY EDNEY. — Precocious adults resulting from the omission of the fifth instar in *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). *Proc. Roy. Entom. Soc. London, sér. A*, t. II (parts 3-5), p. 55.
- * 1933. — KOGURA (Makita). — The influence of light and temperature on certain characters of the silkworms *B. mori*. *Jour. Depart. Agricult. Kjusu Imp. Univers.*, t. IV, pp. 1-93, 2 fig.
1929. — KOLLER (G. v.). — Die Innere Secretion bei wirbellosen Tieren. *Biol. Reviews*, t. IV, pp. 206-308.
1938. — KOLLER (G. v.). — Hormone bei wirbellosen Tieren. Collection « Probleme der Biologie », Bd I. *Akademische Verlagsgesellschaft M. B. H. Leipzig*, 144 p., 27 fig.

1912. — KOPEC (St.). — Ueber die Funktionen des Nervensystems der Schmetterlinge während der sukzessiven Stadien ihrer Metamorphose. *Zool. Anz*, t. XL, pp. 353-360, 1 fig.
- 1916-1918. — KOPEC (St.). — Lokalisationsversuche am zentralen Nervensystem der Raupen und Falter. *Zool. Jahrb. Abt. f. all. Zool. und Physiol.*, Band 36, pp. 453-502.
1917. — KOPEC (St.). — Experiments on metamorphosis of Insects. *Bull. Intern. de l'Acad. des Sc. de Cracovie. Classe de Math. et Sc. nat.*, pp. 57-60.
1922. — KOPEC (St.). — Studies on the necessity of the brain for the inception of insect metamorphosis. *Biol. Bull.*, t. XLII, pp. 325-342.
1923. — KOPEC (St.). — The influence of the nervous system on the development and regeneration of muscles and integument in insects. *J. of Exp. Zool.*, t. XXXVII.
1924. — KOPEC (St.). — Studies on the influence of Inanition on the development and the duration of life in insects. *Biol. Bull.*, t. XLIV, pp. 1-12 et 23-34.
1927. — KOPEC (St.). — Ueber die Entwicklung der Insekten unter dem Einfluss der Vitaminzugabe. *Biol. generalis*. Vol. III, p. 375.
1936. — KÜHN et PIEPHO. — Ueber hormonale Wirkungen bei der Verpuppung der Schmetterlinge. *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen Math. Phys. Kl. Fachgr. 2* Band Nr. 9.
1938. — KÜHN et PIEPHO. — Die Reaktionen der Hypodermis und der Versonpuppungshormone bei *Ephestia kühniella*. *Biol. Centralb.*, Bd. 58 Januar-Februar, pp. 12-51.
1935. — KUWANA (Z.). — The innervation of the alimentary canal of the silk worm larva. *Annot. Zool. Japon*, t. XV, pp. 247-260.
1933. — LERMA (B. de). — I corpi faringei degli ortoteri. Prova sicura della esistenza di glandole endocrine negli artropodi. *Atti della reale Acad. Naz. dei Lincei Rendiconti. Classe di Sc. fisiche mat. et Naturale*, vol. XVII, 1^{er} semestre.
1936. — LERMA (Baldassare de). — L'attività endocrina negli Invertebrati. *Attualità Zoologiche*, vol. II (Supplemento dell' *Archivio Zoologico Italiano*).
1937. — LERMA (Baldassare de). — Osservazioni sul sistema endocrino degli Insetti (Corpora allata e corpi faringei). Estratto dall' *Archivio Zoologica Italiano*, Vol. XXIV.
1937. — LÉSPERON (L.). — Recherches cytologiques et expérimentales sur la sécrétion de la soie et sur certains mécanismes excréteurs chez les Insectes. *Arch. Zool. exp.*, t. LXXIX, 155 p., 5 pl.
- * 1860. — MEINERT (F.). — Bidrag til de danske Myrers Naturhistorie. *Kjöbenhavn Danske Vidensk. Selsk. Skriffter 5 Raek*, V. Bind.
1927. — MÉTALNIKOV et KORVINE-KROUKOVSKY. — Effets de la destruction des centres nerveux sur la métamorphose de *Galleria mellonella*. *C. R. Soc. Biol. Paris*, t. XCVII, p. 1286.
1913. — NABERT (A.). — Die Corpora allata der Insekten. *Zeit. f. wiss. Zool.* Bd. 104, pp. 181-358.
1927. — NAGAMORI (S.). — Influence of external agents on the moulting character of the silkworm *B. mori*. *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, t. III, pp. 299-303.
1932. — OGURA (S.). — Erblíckheitsstudien am Seidenspinner *Bombyx mori*. III. Genetische Unters. der Häutung (1 Teil). *Z. indukt. Abst. u. Vererbungslehre*, t. LXI, pp. 315-408.

- * 1924. — ORLOV. — Die Innervation des Darmes der Insekten (Larven von Lamellicorniern). *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. 122.
1937. — PATAY (R.). — Quelques observations anatomiques et physiologiques sur le Doryphore. *Bull. Soc. Sc. Bretagne*, t. XIV.
1926. — PATIJAUD (Ed.). — Vitalité du corps et de la tête de certains insectes après décapitation. *Revue Hist. Nat. Appl.*, vol. VII, pp. 361-369.
1902. — PÉREZ (Ch.). — Contributions à l'étude des Métamorphoses. *Bull. Scient. France-Belgique*, t. XXXVII, pp. 195-427.
1910. — PÉREZ (Ch.). — Recherches histologiques sur la Métamorphose des Muscides. *Arch. Zool. exp.*, 5^e série, t. IV, pp. 1-274.
1937. — PFLUGFELDER (Dr. O.). — Untersuchungen über die Funktion der C. Allata der Insekten. *Zool. Anz.*, suppl. 10.
1937. — PFLUGFELDER (Dr. O.). — Bau, Entwicklung und Funktion der Corpora allata und cardiaca von *Dixippus morosus* Br. *Z. wiss. Zool.*, t. CIL, pp. 477-512.
1938. — PLAGGE (Ernst). — Weitere Untersuchungen über das Verpuppungshormon bei Schmetterlingen. *Biolog. Centralbl.*, t. LVIII, pp. 1-12.
1907. — POLIMANTI (O.). — Contributi alla fisiologia della larva del Baco da seta *B. mori*. *Arch. Ital. Biol.*, vol. 47.
1737. — RÉAUMUR. — Mémoire pour servir à l'histoire des insectes, t. III (8^e mémoire et planche XIX).
1927. — ROSTAND (Jean). — Nouvelles expériences sur la greffe céphalique. *Bull. Soc. Ent.*, 9 mars 1927, p. 15.
1927. — ROSTAND (Jean). — Survie des divers segments du corps chez les insectes. *Bull. Soc. Ent.*, 28 décembre 1927, p. 311.
1926. — SACCHI (Rosa). — Sulle consequence della decapitazione e dello strozzamento di larve del baco da seta. *Boll. R. Staz. Speriment. Gelsi e Bachic. Ascoli Piceno*, t. V, pp. 157-158, 4 fig.
1938. — SCHRADER (K.). — Untersuchungen über die Normalentwicklung des Gehirns und Gehirntransplantationen bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Z. nebst einigen Bemerkungen über das Corp. Allatum. *Biol. Centralbl.*, t. LVIII, pp. 52-90.
1935. — SCHÜRFELD (W.). — Die Physiologische Bedeutung der Verson Drüsen untersucht in Zusammenhang mit ihrem feineren Bau. *Arch. f. Entw. Mech.*, t. CXXXIII, p. 735.
1931. — SKOBELTZINE (Mme V.). — Rôle du système nerveux dans le tissage des cocons chez les mites des abeilles *Galleria mellonella*. *Ann. Inst. Pasteur*, t. XLVII, pp. 86-93, 6 fig.
1935. — SNODGRASS (R.-E.). — Principles of Insect Morphology. Mc Graw-Hill Book Company Inc. New-York and London. 1 vol. 667 pp.
1928. — TCHANG-YUNG TAI. — Observations sur la biologie des chenilles de *Galleria mellonella*. *Bull. Soc. Zool. France*, t. LIII, pp. 29-35.
- 1929.6. — TCHANG-YUNG-TAI. — Recherches expérimentales sur la métamorphose de *Galleria mellonella*. *Bull. Biol. France-Belgique*, t. LXIII, pp. 350-376.
1929. — TCHANG-YUNG-TAI. — Recherches sur l'histogénèse et l'histophysiologie de l'Épithélium de l'intestin moyen chez un Lépidoptère (*Galleria mellonella*). *Bull. Biol. Fr.-Belg.*, Supplément XII, 145 p.
1926. — TITSCHACK (Dr E.). — Untersuchungen über das Wachstum der Nahrungsverbrauch und die Eierzeugung. II. *Tineola biselliella* Hum. Gleichzeitig ein Beitrag zur Klärung der Insekten häutung. *Z. Wiss. Zool.*, t. CXXVIII, pp. 509-569.

1934. — VÖHRINGER (K.). — Zur Biologie der grossen Wachsmotte (*Galleria mellonella*) III morphologische und biologische Untersuchungen am Falter. *Zool. Jahrb. Anat.*, t. LVIII, pp. 275-302.
1930. — WACHTER (S.). — The moulting of the silkworm and a histological study of the moulting gland. *Ann. Ent. Soc. America, Columbus*, t. XXIII, pp. 381-389, 4 fig.
1936. — WEED (I.-G.). — Removal of Corpora allata on egg production on the grass-hopper *Melanopus differentialis*. *Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med.*, t. XXXIV, pp. 883-885.
1936. — WEED (I.-G.). — Experimental study of moulting in the grass-hopper *Melanopus differentialis*. *Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med.*, t. XXXIV, pp. 885-886.
1934. — WIGGLESWORTH (V. B.). — The Physiology of Ecdysis in *Rhodnius prolixus*. II. Factors controlling Moulting and Metamorphosis. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. 77, pp. 191-222.
1936. — WIGGLESWORTH (V.-B.). — The function of the Corpus allatum in the growth and reproduction of *Rhodnius prolixus*. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. 79, pp. 91-120.
1936. — YOKOYAMA (T.). — Histological observations on a non moulting strain of silkworm. *Proc. Roy. Ent. Soc. London, Series A*, t. XI, pp. 35-44, 6 fig.
1935. — ZAVREL (J.). — Endokrine Hautdrüsen von *Syndiamesa Branicki*. Now. (Chironomidæ). *Publ. Fac. Sc. Univ. Masaryk, Brno*, n° 213, 18 p., 1 pl., 2 fig.
- * 1916. — ZAWARZIN. — Quelques données sur la structure du système nerveux intestinal des insectes. *Revue Zoologique russe*.
-

TABLE GÉNÉRALE DES MATIÈRES (1)

	Pages
AVANT-PROPOS	1
BUT DU TRAVAIL ET PLAN DU MÉMOIRE	4
CHAPITRE PREMIER. — Techniques générales.	
A. <i>Technique d'élevage et biologie des animaux d'expérience</i>	6
B. <i>Techniques communes à toutes les opérations</i>	13
C. <i>Liste-Code des abréviations</i>	17
CHAPITRE II. — Recherches biologiques préliminaires.	
A. <i>Le nombre des mues</i>	19
B. <i>Considérations sur le dernier âge. Époque de la dernière défé-</i> <i>cation</i>	27
CHAPITRE III. — Influence du jeûne.	
A. <i>Jeûne intermittent</i>	30
B. <i>Jeûne absolu après la dernière mue</i>	31
C. <i>Jeûne absolu avant la dernière mue</i>	36
D. <i>Conclusion de l'étude du jeûne absolu</i>	42
CHAPITRE IV. — Ligatures de chenilles.	
A. <i>Historique</i>	45
B. <i>Recherches personnelles.</i>	
§ 1. — <i>Technique</i>	48
§ 2. — <i>Organisation des expériences chez Bombyx mori</i>	48
§ 3. — <i>Ligatures chez Galleria mellonella</i>	68
C. <i>Conclusion générale de l'étude des ligatures</i>	70
CHAPITRE V. — Sections de la chaîne nerveuse.	
A. <i>Historique</i>	72
B. <i>Recherches personnelles chez Bombyx mori</i>	73
§ 1. — <i>Méthodes et technique</i>	74
§ 2. — <i>Compte rendu des expériences</i>	77

(1) Au début de chaque chapitre se trouve l'indication détaillée de son contenu.

	Pages
C. <i>Recherches personnelles chez Galleria mellonella</i>	86
§ 1. — Technique	86
§ 2. — Compte rendu des expériences	87
D. <i>Résultats d'ensemble et discussion. Comparaison des résultats des sections de la chaîne nerveuse et des ligatures</i>	90
 CHAPITRE VI. — Ecérébration.	
A. <i>Historique.</i>	93
B. <i>Recherches personnelles</i> (Bombyx mori et Lymantria dispar)	96
C. <i>Recherches personnelles</i> (Galleria mellonella)	102
D. <i>Discussion générale des résultats.</i>	105
E. <i>Conclusion du chapitre.</i>	108
 CHAPITRE VII. — Ablation du ganglion frontal.	
A. <i>Historique. Rappel anatomique sur le système nerveux sympathique</i>	111
B. <i>Recherches personnelles.</i>	115
C. <i>Discussion.</i>	122
D. <i>Conclusion du chapitre</i>	124
 CHAPITRE VIII. — Ablation des <i>Corpora allata</i> .	
A. <i>Nature des Corpora allata</i>	125
B. <i>Travaux expérimentaux antérieurs</i> (1 ^{er} mémoire de WIGGLESWORTH)	127
C. <i>Recherches personnelles.</i>	
§ 1. — Technique	130
§ 2. — Allatacorporectomie au dernier âge	135
§ 3. — Allatacorporectomie à l'avant-dernier âge	142
§ 4. — Allatacorporectomie après la II ^e mue	151
Conclusion des §§ 3 et 4	153
§ 5. — Allatacorporectomie unilatérale	153
§ 6. — Allatacorporectomie chez les quinquemuants	155
D. <i>Discussion générale. Interprétation des expériences de PFLUGELDER</i>	157
E. <i>Conclusion du chapitre</i>	160
 CHAPITRE IX. — Essais de transplantation des <i>Corpora allata</i> .	
A. <i>Historique.</i>	161
B. <i>Recherches personnelles.</i>	161
C. <i>Conclusion.</i>	170
 CHAPITRE X. — Contribution apportée par la chirurgie à la solution du problème des ligatures.	
§ 1. — Les résultats des études chirurgicales précédentes expliquent-ils la formation des demi-nymphes?	171
§ 2. — Les phénomènes qui se déroulent peu après la dernière défécation semblent se localiser au niveau de l'intestin moyen	172

	Pages
CHAPITRE XI. — Des hormones jouent-elles un rôle dans le déterminisme de la métamorphose ?	
A. <i>Essais de démonstration</i>	175
B. <i>Discussion</i>	181
C. <i>Triade conditionnant la métamorphose</i>	184
D. <i>Conclusion</i>	185
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES	187
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	191

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

**Métamorphoses chez les Cyclostomes
et les Amphibiens.**

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 3 juillet 1938,

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

G. ROUSSY.

EXPLICATION DE LA PLANCHE I

Echelles : **a** à **o**, **r** à **u** = sensiblement grandeur naturelle. **p** et **q** = $\times 2$.
 Pour plus de précision, voir les divisions millimétriques photographiées en même temps que les pièces.

Bombyx mori.

- a. Demi-nymphé L_{170} Th 2/3 [p. 56] ⁽¹⁾; le fragment ant., seul nymphosé, est représenté agrandi Pl. II d; le fragment post. (vu dorsalement) commençait à se rider quand il fut fixé.
- b. Demi-nymphé (profil) L_{168} Abd 5/6 14 j. ap. D. M. Aspect 3 jours après nymphose de la partie ant. Antennes et pattes écartées du corps par l'exuviation artificielle; ailes imparfaitement évaginées, ne recouvrant pas les premiers sternites abdominaux (non pigmentés). Tassement imparfait des segments et absence de la forme ovoïde d'une nymphé normale (photo g).
- c. La même (face dorsale) part. post. nettement turgide.
- d. Demi-nymphé (profil) L_{173} Abd 5/6. Part. ant. nymphosée mais non libérée de la cuticule larvaire sous laquelle le liquide exuvial s'est accumulé en brunissant d'où l'aspect noirâtre.
- e. Demi-nymphé (profil) L_{171} Abd 3/4. Part. ant. nymphosée depuis plusieurs jours mais non dépouillée. La flexion céphalique est ici peu marquée mais les segments et les pattes thoraciques sont gonflés, translucides. Cause de l'aspect noirâtre : v. cas précédent (A comparer à des sujets morts d'occlusion intestinale, fig. 12, p. 60). Part. post. ratatinée tout en conservant l'aspect larvaire.
- f. Nymphé apyge (profil) L_{165} Abd 7/8. Le dernier segment visible, avec stigmate net est le 7^e abd. Les ailes ne dépassent pas Abd. 2 au lieu de recouvrir un peu Abd. 4 (Nymphé normale photo g). L'écartement anormal des premiers segments abdominaux, rend moins apparent l'effet de l'amputation.
- g. Nymphé normale (profil).
- h. Imago partiellement dégagé K_{56} [p. 80]. On reconnaît en haut les pattes de l'imago et son duvet; en arrière l'exuvie larvaire recouvre encore l'étui nymphal; la tête, restée comprimée dans le crâne larvaire, n'a pas sa forme caractéristique.

Lymantria dispar.

- i. Nymphé $\mathbb{E}_{15}$. Écécébration 14 j. ap. D. M. (avant filage). Aspect 16 j. après mue Ny., subie 3 j. ap. l'opé. Sexe ♀ net, quelques malformations céphaliques.
- j. Nymphé $\mathbb{F}_7$. Frontalectomie [p. 117] la dépouille larvaire est restée accrochée par son crâne à la cicatrice.
- k. Chenille $\mathbb{F}_{12}$. Frontalectomie [p. 117] la tache claire sur la tête est le lut obturateur de la plaie opératoire.

⁽¹⁾ A la page indiquée entre crochets, on trouvera l'histoire de l'opéré ou une explication. Pour les abréviations voir le code p. 17.

Bombyx mori.

- l. Nymphé E₅₃. Ecécération 9 j. ap. D. M. A survécu plus d'un mois après la mue nymphale (dépouillement spontané).
 - m. Nymphé K₂₈. Connectotomie Th/Abd 11 j. ap. D. M. Morte 2 j. après mue nymphale avec rétraction de la région abdominale antérieure (se produit surtout après dépouillement artificiel quand les étuis alaires ne protègent pas cette région).
 - n. Nymphé (vue dorsale) P₄₅₁. Greffe tardive de C. A. [p. 164]. Cicatrice (crevasse à peine visible) à droite en arrière de l'insertion des ailes.
 - o. Papillon F₁₄ [p. 119]. Ailes peu développées.
 - p. Papillon P₃₀₄. Greffe de C. A. [p. 164]. Cicatrice visible à droite du thorax ; la fente située vers le milieu de l'abdomen à droite, est une incision réalisée au moment de la fixation. Sujet photographié dans l'alcool, d'où transparence des ailes.
 - q. Prénymphé (profil) P₄₂₄. Greffe de C. A. [p. 163], cicatrice bien visible en Abd 5. La tache sombre diffuse, sur les segments plus postérieurs, est la marque colorée de la chenille.
Cicatrice à part, cette photo rend compte de l'aspect normal d'une pré-nymphé (16-17 jours ap. D. M.) : segments thoraciques translucides, gonflés par le développement interne des ailes ; amorce du recouvrement par ces segments des suivants (Ab 1 et Ab 2) qui prennent la forme de coins, disposition encore plus accusée chez la nymphé. Autres caractères : raccourcissement du corps, flexion céphalique, effacement des fausses pattes.
 - r. Papillon ♀ normal.
 - s. Papillon apyge L₂₀₉ (Abd 7/8, 2 j. ap. filage de la bourre).
 - t. Papillon ♂ normal. Avec les deux précédents, ce papillon a été photographié vivant.
 - u. Ver à soie P₄₃₂. Greffe de C. A. peu après dernière mue [p. 163]. Photographié vivant 20 jours après l'opération. La cicatrice est bien visible en Abd 7.
-



a



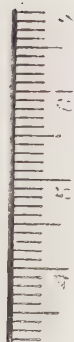
b



c



d



e



f



g



h



i



j



k

Clichés Bounhiol et Lasbareilles

Planche I



l



m



n



o



p



q



r

s

t



u

Phototypie G. Bouan

EXPLICATION DE LA PLANCHE II

Echelle : $\times 4$ à 5 pour la majorité : a à e', g, i à k, m à o.
 $\times 6$ à 7 pour f, l, p à r.
 $\times 9$ pour h.

Bombyx mori.

- a. Ver à soie endormi et maintenu sur la plaque d'opération en vue d'une ablation de C. A. ou d'une ablation du ganglion prothoracique [voir techniques p. 75].
- b. Nymphé prématurée A_{46} [p. 143]. L'aspect hirsute de certains contours est dû au duvet imaginal sous-jacent, l'étui nymphal étant crevassé en certains points.
- c. Nymphé prématurée A_{51} [p. 145].
- d. Demi-nymphé L_{170} (voir Pl. I, a). Aspect caractéristique, antennes en corne de béliet; le stigmate prothoracique, béant ici, est dissimulé chez une nymphé normale.
- e-e'. Nymphé très prématurée A_{203} : profil et face dorsale de la nymphé de 25 milligrammes obtenue par ablation des C. A. à un ver après sa 11^e mue [p. 151].
- f. Crâne de ver écébré montrant la cicatrice opératoire (ligne brisée sombre à concavité ouverte vers la gauche).
- g. Papillon apyge mort-né L_{272} . C'est le plus incomplet des imago obtenus par ligature de chenilles : il lui manque les segments abdominaux postérieurs à Abd 5.
- h. Ensemble du système nerveux céphalique, avec C. A., d'un ver à soie. En avant et au-dessus des cérébroïdes : le ganglion frontal. A droite et à gauche du collier péri-œsophagien les C. A. ; celui de gauche a l'aspect en amande caractéristique, le corps pharyngien de droite est bien visible au-dessus du C. A. correspondant, sur le nerf qui le relie au cerveau.
- i. Papillon prématuré (profil) A_{47} [p. 144] a vécu 4 jours et pondu.

Galleria mellonella.

- j. Série des crânes des derniers stades larvaires ; à droite la série normale, de haut en bas crâne rejeté à l'avant-dernière mue, crâne rejeté à la dernière mue ; à gauche série comportant une mue supplémentaire ; de haut en bas : crâne rejeté à l'avant-dernière mue, crâne rejeté à la pseudo-dernière mue (mue intercalaire) ; crâne rejeté à la dernière mue. En bas et au milieu crâne rejeté à la mue nymphale (semblable pour les deux séries).
- k. Nymphé x_{41} Connectivotomie 4 j. ap. D. M. La dépouille larvaire n'a pas pu glisser complètement du fait de la cicatrice.
- l. Chenille γ_{43} (vue ventrale). Ablation du ggn abd₁, 2 j ap. D. M. N'a pas mangé. Photographiée anesthésiée 26 j. après l'opé. On voit la cicatrice.

- m. Demi-nymphé λ_{41} (profil) [p. 69]. Aspect rétracté des premiers sternites abdominaux, les ailes étant trop peu développées pour les recouvrir. La p. post. (vue ventrale) est restée larve.
- n. Nymphé acéphale λ_{101} ligature posée sur une chenille en cocon avant la d. d. nymphose 16 à 18 j. ap. D. M (au lieu de 9 à 10). Seul le thorax a été dépouillé et on reconnaît la carène médio-dorsale ; le reste est encore recouvert de l'exuvie larvaire froncée [p. 68].
- o. Cocon normal : valves externes écartées pour montrer les valves internes (a servi à dessiner la figure 4, D', p. 12).
- p. Chenille ε_{31} photographiée 25 j. après écérébration. La tête, invaginée dans le prothorax, est peu distincte ; la cicatrice nucale, ainsi protégée, n'est donc pas visible.
- q. Nymphé apyge λ_{107} Abd 7/8 peu après d. d., dép. en partie spontané ; c'est une demi-nymphé car la part. post. ne s'est pas nymphosée. A travers l'étui nymphal on voit les tachetures régulières du duvet imaginal. Le papillon (mort) fut libéré après la prise de la photo, 20 j. ap. mue ny.
- r. Nymphé normale à peu près au même stade (l'éclosion du papillon eut lieu 6 heures après la photo).
-



a



b



c



d



e



e'



f



g



h



i

Clichés Bounhiol et Lasbaillelles.



j



k



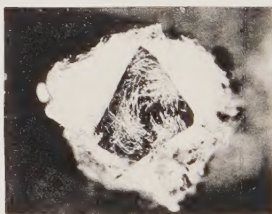
l



m



n



o



p



q



r

Phototypie G. Boüan

